

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ**

**RODRIGO FERNANDO MORO-RIOS**

**REPRODUÇÃO, CONFLITO E A HISTÓRIA DA DIVERSIFICAÇÃO SOCIAL DOS  
CALLITRICHIDAE (PRIMATES)**

**CURITIBA**

**2013**

**RODRIGO FERNANDO MORO-RIOS**

**REPRODUÇÃO, CONFLITO E A HISTÓRIA DA DIVERSIFICAÇÃO SOCIAL DOS  
CALLITRICHIDAE (PRIMATES)**

**Tese apresentada Programa de Pós-Graduação  
em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de  
Ciências Biológicas da Universidade Federal do  
Paraná, como requisito parcial à obtenção do  
título de Doutor em Ciências Biológicas área de  
concentração Zoologia.**

**Orientador: Prof. Dr. Emygdio Leite de  
Araújo Monteiro-Filho**

**Co-orientador: Prof. Dr. Paul Alan Garber**

**CURITIBA**

**2013**



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação Zoologia

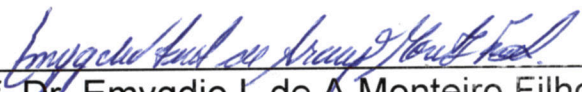



## TERMO DE APROVAÇÃO

***RODRIGO FERNANDO MORO-RIOS***

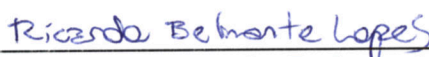
### **“Reprodução, conflito e a história da diversificação social dos Callitrichidae (Primates)”**


Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Banca Examinadora:

  
Prof. Dr. Emygdio L. de A. Monteiro Filho  
(Orientador)

  
Prof.ª Dra. Marta Luciane Fischer  
Membro Interno

  
Prof. Dr. Fabio G. Daura Jorge  
Membro Externo

  
Prof. Dr. Ricardo Belmonte Lopes  
Membro Externo

  
Prof. Dr. João Marcelo Deliberador de Miranda  
Membro Interno

Curitiba, 04 de Outubro de 2013

**Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia/UFPR**  
**Setor de Ciências Biológicas - Departamento de Zoologia**  
**Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná**  
**Telefone/FAX +55 (0\*\*41) 3361-1641**

**“Emancipate yourself from mental slavery,  
none but ourselves can free our minds”**

**Robert Nesta Marley**

**Dedicada à minha família,  
meu pai Osni F. Moro  
Rios, minha mãe Rosi  
Moro Rios, e meus irmãos  
Gustavo e Camila**

## Sumário

<b>Lista de Figuras .....</b>	<b>VII</b>
<b>Lista de Tabelas .....</b>	<b>VIII</b>
<b>Agradecimentos .....</b>	<b>IX</b>
<b>Resumo .....</b>	<b>12</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>14</b>
<b>Apresentação .....</b>	<b>16</b>
<b>Os Callitrichidae (pra quem nunca ouviu falar) .....</b>	<b>20</b>
<i>Saguinus</i> .....	20
<i>Leontopithecus</i> .....	20
<i>Callimico</i> .....	21
<i>Cebuella</i> .....	22
<i>Cebuella pygmaea</i> no CPRJ (Foto: Luana C. Munster) .....	22
<i>Callithrix</i> .....	23
<i>Mico</i> .....	23
 Capítulo 1 Princípios, padrões e processos na evolução e irradiação da sociedade dos Callitrichidae, pra quem já ouviu falar deles .....	 26
<b>1. Introdução .....</b>	<b>26</b>
<b>2. A hipótese de relacionamento .....</b>	<b>28</b>
<b>3. Atividade reprodutiva da fêmeas dominantes .....</b>	<b>31</b>
<b>4. Supressão de fêmeas subordinadas e mitigação de conflitos .....</b>	<b>34</b>
<b>5. Monopolização por machos .....</b>	<b>41</b>
<b>6. Diversificação inicial, alta taxa reprodutiva e monogamia .....</b>	<b>47</b>
<b>7. Cuidado cooperativo, gêmeos e flexibilidade nos sistemas de acasalamento ..</b>	<b>51</b>
<b>8. Síntese da história social dos Callitrichidae .....</b>	<b>56</b>
 Capítulo 2 : Análise comparada da história de vida reprodutiva das fêmeas cativas de Callitrichidae .....	 62
<b>1. Introdução .....</b>	<b>62</b>
<b>2. Métodos .....</b>	<b>66</b>
<b>4. Discussão .....</b>	<b>71</b>

## Capítulo 3 : Fatores determinantes da sobrevivência da prole em uma colônia cativa de

Callitrichidae .....	75
<b>1. Introdução .....</b>	<b>75</b>
<b>2. Métodos .....</b>	<b>78</b>
<b>3. Resultados .....</b>	<b>81</b>
3.1 <i>Quais fatores influenciam a sobrevivência neonatal?</i> .....	81
3.3 <i>Experiência aloparental ou experiência maternal?</i> .....	87
3.4 <i>Experiência dos ajudantes e sobrevivência dos filhotes</i> .....	88
3.5 <i>Tamanho da prole, condição maternal e sobrevivência ao primeiro ano de vida</i> .....	88
<b>4. Discussão .....</b>	<b>89</b>
4.1 <i>Condição maternal e sobrevivência dos filhotes</i> .....	89
4.2 <i>Relações entre adultos extra-par, cuidado cooperativo, conflito e</i> <i>sobrevivência</i> .....	89
4.3 <i>Relações entre disputa pela reprodução e benefícios da experiência no cuidado</i> <i>à prole</i> .....	92
4.4 <i>Experiência dos ajudantes e sobrevivência</i> .....	93
<b>5. Conclusão .....</b>	<b>96</b>

## Capítulo 4 : Fatores desencadeadores de conflitos severos em *Callithrix* e

<i>Leontopithecus</i> .....	98
<b>1. Introdução .....</b>	<b>98</b>
<b>2. Métodos .....</b>	<b>101</b>
<b>3. Resultados .....</b>	<b>103</b>
<b>4. Discussão .....</b>	<b>105</b>
<b>Referências .....</b>	<b>112</b>

## Lista de Figuras

<b>Figura 1-1</b> Proposta de relacionamento filogenético adaptada a partir do trabalho de Cortez-Ortiz (2009) apresentando a distribuição das características analisadas nesse estudo entre os gêneros de Callitrichidae. ....	30
<b>Figura 1-2</b> . Distribuição da ocorrência de supressão hormonal de fêmeas subordinadas na família Callitrichidae. Os ramos preenchidos remetem a ocorrência de supressão, os ramos vazios a ausência e os ramos com cores divididas significam incerteza quanto ao estado ancestral.....	35
<b>Figura 1-3</b> Distribuição da ocorrência de hipertrofia testicular entre os machos dominantes dos gêneros da família Callitrichidae. Os ramos preenchidos indicam a presença da característica para o clado.....	44
<b>Figura 1-4</b> Cadeia de eventos potencialmente relativos ao surgimento das características sociais e reprodutivas do ancestral comum dos gêneros atuais da família Callitrichidae .....	58
<b>Figura 1-5</b> . Principais contrastes existente em cada um dos episódios de irradiação adaptativa que resultaram na diversificação dos gêneros modernos a partir de uma espécie de Callitrichidae ancestral.....	62
<b>Figura 2-1</b> Intervalo médio entre partos (em meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ .....	69
<b>Figura 2-2</b> Longevidade reprodutiva média (em meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ .....	69
<b>Figura 2-3</b> Média de idade no primeiro evento reprodutivo (meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ .....	70
<b>Figura 2-4</b> Tempo médio decorrido para reprodução após a formação do casal (em meses) para cada um dos gêneros alojados na colônia do CPRJ.....	70
<b>Figura 4-1</b> Idade média dos indivíduos expulsos em seus grupos natais na colônia do CPRJ .....	105



## Lista de Tabelas

<b>Tabela 2-I</b> Média e desvio padrão de cada variável descritiva da história de vida reprodutiva das fêmeas cativas dos Gêneros <i>Callithrix</i> , <i>Saguinus</i> e <i>Leontopithecus</i> abroigadas na colônia do CPRJ. ....	71
<b>Tabela 3-I</b> Descrição do conjunto de variáveis explanatórias utilizadas para compor os modelos de sobrevivência e fertilidade. ....	79
<b>Tabela 3-II</b> Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos ( $\Delta < 4$ ) para explicar a sobrevivência neonatal de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ. ....	82
<b>Tabela 3-III</b> Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência neonatal de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ. ....	82
<b>Tabela 3-IV</b> Efeitos de cada variável explanatória sobre a sobrevivência dos filhotes de fêmeas cativas dos três Gêneros de calitriquídeos alojados na colônia do CPRJ ao primeiro ano de vida . Os sinais remetem ao efeito negativo ou positivo das variáveis sobre a sobrevivência dos filhotes. O número 0 faz referência a variáveis que não constaram nos melhores modelos .....	83
<b>Tabela 3-V</b> Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos ( $\Delta < 4$ ) para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ ao primeiros 365 dias de vida. ....	84
<b>Tabela 3-VI</b> Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ aos primeiros 365 dias de vida. ....	85
<b>Tabela 3-VII</b> Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos ( $\Delta < 4$ ) para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ aos primeiros 365 dias de vida dos filhotes de pais cativos. ....	85
<b>Tabela 3-VIII</b> Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência de filhotes de pais cativos de calitriquídeos alojados na colônia do CPRJ aos primeiros 365. ....	86
<b>Tabela 4-I</b> Variáveis explanatórias selecionadas.....	102
<b>Tabela 4-II</b> Comparação do efeito das variáveis explanatórias sobre a ocorrência de agressões severas (+ significa aumento do risco de ocorrência do evento, 0 sem efeito) em grupos cativos de <i>Callithrix</i> e <i>Leontopithecus</i> na colônia do CPRJ.....	103
<b>Tabela 4-III</b> Modelos de Risco Proporcional de Cox selecionados ( $\Delta AIC > 4$ ) para explicar o risco de episódios de agressividade severa em grupos de <i>Callithrix</i> e <i>Leontopithecus</i> cativos da colônia do CPRJ.....	104
<b>Tabela 4-IV</b> Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar o risco de episódios de agressividade severa em grupos de <i>Callithrix</i> e <i>Leontopithecus</i> cativos da colônia do CPRJ. ....	104

## **Agradecimentos**

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida

A CAPES pela bolsa de estudos do programa de doutorado sanduíche

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia UFPR

Aos programas de pós-graduação em Genética da UFMG, Ecologia e Conservação da UFRJ e Ecologia UFPR e seus respectivos professores por terem permitido a participação em diversas disciplinas

A University of Illinois, em especial ao Departamento de Antropologia, seus funcionários e professores

Ao meu orientador Emygdio L. A. Monteiro-Filho, por todas as horas nas quais compartilhamos e discutimos experiências, pontos de vista e conceitos.

Ao meu co-orientador Paul A. Garber, por ter me acolhido e me propiciado todo apoio e atenção durante minha passagem pelo Departamento de Antropologia da Universidade de Illinois.

Ao meu colega primatólogo Andréas Gomes.

A Fábio Daura Jorge, por ter dedicado sem ressalvas alguns momentos a discutir alguns pontos da pré-tese que acabaram por determinar a forma dessa tese.

A Carlos Ramón Ruiz Miranda, pelos comentários durante uma banca nos estágios iniciais de desenvolvimento desse trabalho

A João Marcelo Deliberador Miranda por ter sido a primeira pessoa a me apresentar um macaco em vida livre e por contribuir na banca dessa tese

Aos demais membros da banca, Ricardo Belmonte Lopes e Marta Fischer, por terem aceitado o convite de dedicar seu empenho à melhora desse trabalho.

A Alcides Pissinatti, por ter me recebido no CPRJ propiciando além todo o material que constitui essa tese, valiosas conversas e discussões.

Aos grandes amigos Luana C. Munster, Diego Bilski, Andréas Schwartz Meyer e Fernando Barriento por toda dedicação que tiveram por esse trabalho sem nunca buscar nada em troca.

Ao Glauber Soares Carvalhosa, pela recepção no CPRJ e o empenho conjunto que tivemos nas fases iniciais de investigação da história dos s e *Callithrix* do CPRJ.

Ao meu orientado e amigo Jerônimo Sanguinetti Eltz por todo o empenho e dedicação que teve me ajudando na análise de dados

A Sônia França e Daniel Luz pela amizade e calorosa acolhida na cidade de Guapimirim, e também pelas caronas até o CPRJ.

A minha família no Rio de Janeiro, meus tios Roberto Moro e Luzimar Peres Moro e meus primos Henrique Peres Moro e Felipe “Pipo” Peres Moro, por toda a hospitalidade e acolhida durante minha estada na cidade.

A minha tia Vera Luiza Moro, por desde sempre ter comprado a idéia de ter um sobrinho cientista, e a seu marido, meu tio Luiz Cláudio Azevedo

A meus pais, meu irmão e minha irmã por tudo.

A minha namorada Carolina “Cal” Pereira de Arruda Camargo, por todas as doses de motivação, alegria e crítica na hora certa.

A minha família sem sangue do Rio Tavares, Mauro “Maurão” Russo, Ronny “Mardrome” Rob Machado, Hudson “Teco” Ponciano e Rodolfo “Cabelo” Pimenta.

A todos bons amigos que fiz e que me ajudaram muito em minha estada nos EUA Grace e Charles Walworth, Claire e Kevin Vail, John Schattinger, Ernest Vallet, Sagar Bansal, Carmen Schwenk, Luke Wilson e Fabrício Almeida.

Aos grandes amigos sempre presentes e que também seguiram os rumos acadêmicos José “Ézi” Eduardo Silva Pereira, Gabriel “Dreads” Magezi Shimokawa, Fábio “Japa”

Yamassaki, Fernando “Xexéu” Bertol, Fabrício “Mestre” Schmitz, Alexandre  
“Afronês” Dias Kassuga e Jonas “Jonas” Leite.

Aos bichos do CPRJ e do Superagüi pela paciência (técnicamente chamada habituação)  
durante minhas horas de observação e pelo aprendizado que os livros não trazem.

## Resumo

Essa tese teve como objetivo explorar a diversidade de estratégias reprodutivas e os fatores desencadeadores de conflito em três gêneros de Callitrichidae alojados a longo prazo na mesma colônia de cativeiro. Primeiramente realizou-se uma comparação dos padrões sociais, demográficos e reprodutivos de acordo com a perspectiva de uma filogenia atual para a Família. Segundo essa análise, grande parte da variabilidade social e reprodutiva dos Callitrichidae, incluindo reprodução cooperativa, nascimento de gêmeos e supressão das subordinadas, já estaria presente no ancestral comum antes da irradiação dos gêneros atuais. As diferentes condições ambientais vivenciadas pelos gêneros durante sua diversificação ocasionaram diferentes cenários demográficos, os quais são determinantes dos custos e benefícios da cooperação e da monopolização da reprodução no grupo. Essas diferenças conduziram à variabilidade de estratégias reprodutivas e adaptações sociais. Os capítulos seguintes evidenciam esse processo dado a reprodução acelerada de *Callithrix* e do efeito diferenciado do conflito e experiência sobre a sobrevivência. As fêmeas do gênero *Callithrix* começam a se reproduzir mais cedo, se reproduzem a uma taxa mais acelerada e durante menos tempo em comparação ao gênero *Leontopithecus*. As fêmeas do gênero *Saguinus* apresentaram características intermediárias nesse sentido. A sobrevivência dos filhotes parece não ter sido favorecida pelo número de ajudantes em nenhum gênero, sendo que o número de fêmeas adultas prejudicou a sobrevivência dos filhotes de *Leontopithecus*. Filhotes de fêmeas de *Leontopithecus* com alguma experiência alo-maternal foram beneficiados, enquanto a sobrevivência dos filhotes das fêmeas dos outros dois gêneros esteve relacionada à experiência da fêmea com suas próprias proles. A condição de saúde da fêmea foi determinante na sobrevivência dos filhotes dos três gêneros e na fertilidade de *Leontopithecus* e *Callithrix*. No quarto e último capítulo buscou-se entender quais

fatores determinaram a ocorrência de conflitos em *Leontopithecus* e em *Callitrix*. A presença de um casal reprodutor estabelecido foi o fator de maior influência na ocorrência de conflitos. Já o tamanho do grupo aumentou a probabilidade de conflitos apenas para *Leontopithecus*. O número de nascimentos em um determinado ano diminuiu a possibilidade de conflitos para ambos os gêneros. **Palavras-chave:** Sobrevivência, estrutura social, estratégias reprodutivas, cuidado cooperativo, sistemas de acasalamento

## Abstract

This thesis explored the diversity of reproductive strategies and conflicts in three Callitrichidae Genera long term housed at the same captive colony. At the first chapter we compared the social, demographic and reproductive patterns according to a modern phylogeny for the Family. The majority of callitrichid social and reproductive variability was already present in the common ancestor before the modern irradiation. Different environmental characteristics faced by the Genera along its diversification led to different demographic conditions, which determined the costs and benefits of cooperation and monopolization. These differences shaped the reproductive strategies and social adaptations found in modern Genera. The second and third chapters corroborate this process given the *Callithrix* fast reproductive rate and to the differential effects of conflict and experience over the three Genera offspring survival. *Callithrix* females start to reproduce earlier, reproduce faster and stop to breed sooner than *Leontopithecus*. *Saguinus* has shown intermediate characteristics in this sense. Infant survival wasn't enhanced by the number of helpers in none of three Genera. The number of adult females reduced the survival probability of *Leontopithecus* offspring. Mother alloparental care experience aided the survival of *Leontopithecus* offspring, while the previous maternal care experience of the mother enhanced the survival probability of *Callithrix* and *Saguinus*. Female health was determinant of survival for the three Genera, and of the *Leontopithecus* and *Callithrix* females fertility. The fourth chapter aimed to find the causes of severe conflicts in *Leontopithecus* and *Callithrix* groups. The presence of an established breeding pair was the main reason of conflict in both Genera, while the number of infants born reduced the conflict probability in a given year. Group size increased the probability of conflict among *Leontopithecus* but

not did so with *Callithrix*. **Key words:** Survival, social structure, reproductive strategies, cooperative breeding, mating systems



## **Apresentação**

Quatro anos para se desenvolver uma tese de doutorado. Pra mim que havia defendido um conturbado mestrado que gerou traumas pelo curto período de dois anos, aqueles quatro anos soavam como uma eternidade. O objetivo inicial era revelar padrões de relacionamentos sociais e reprodução que ocorriam numa população silvestre de *Leontopithecus* e discutir os fatores que determinavam sua variação. Buscaria assim entender os processos de diversificação social que levaram a tamanha complexidade observada nos relacionamentos entre os indivíduos dos grupos da Família Callitrichidae. Na verdade o objetivo inicial era viver no Superagüi e trabalhar com *Leontopithecus* em vida livre, uma experiência única e engrandecedora que se provou completamente inviável caso fosse pautada na possibilidade de se responder questões científicas relevantes.

Era a primeira vez que um projeto ia por água a baixo no percurso desse doutorando que vos escreve. Se foram os *Leontopithecus* e a experiência no Superagüi, ficaram algumas questões sobre os calitriquídeos e o primeiro contato com a sociobiologia e a ecologia comportamental, as disciplinas que passaram a ser base teórica dessa tese. Se foi também mais um ano. Depois de um certo tempo o Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ) surgiu como uma oportunidade para o desenvolvimento da tese abordando algumas questões semelhantes à questão inicial a ser estudada com os *Leontopithecus* do Superagüi. Contudo, o CPRJ tinha grupos de ao menos três dos gêneros da família e comparações entre esses gêneros poderiam ser bastante interessantes para a compreensão da história da diversificação social da família e de como certos relacionamentos poderiam ser encarados como estratégias adaptativas.

Porém, durante a fase de coleta de dados piloto, os grupos de *Callithrix* e *Saguinus* sofreram perdas ou mudanças na estrutura que inviabilizaram a comparação

com o gênero *Leontopithecus*. Restava a comparação entre grupos de *Leontopithecus* com diferentes organizações sociais e os mesmos dois anos que tive para desenvolver o mestrado.

Dei início então às observações comportamentais com vista a descrever a estrutura social de cada grupo de uma maneira detalhada, utilizando para isso os métodos propostos por Whitehead (2008) em seu ótimo livro intitulado *Analysing Animal Societies*. Infelizmente as observações comportamentais já estavam sendo conduzidas se utilizando métodos comuns da primatologia de uma maneira delineada pensando na realização de análises da estatística probabilística paramétrica e não paramétrica básica. A indefinição inicial do que seria considerada a amostra e de quais seriam os comportamentos a serem analisados dificultou a aplicação dos métodos propostos por Whitehead (2008). Além disso, havia pouca variabilidade entre a maioria dos grupos observados quanto à sua composição, restringindo as possibilidades de comparação. Como doutorado é além de tudo um processo de aprendizado, fui forçado a entender em meio a tentativas e erros que o delineamento de um estudo é fundamental e irá ditar desde sua importância teórica ao poder de sua inferência. Por conta disso, as observações comportamentais citadas acima não fazem mais parte dessa tese.

Como o documento que se segue é uma tese com cerca de cem páginas pode-se constatar que nem tudo deu errado. Durante as fases de coleta piloto descobri durante uma conversa com um dos funcionários do CPRJ que eram mantidos arquivados os registros de saúde, reprodução, sobrevivência, brigas e composição de grupo de todas as espécies abrigadas no centro desde sua fundação. A existência de dados de longo prazo coletados com tamanho esmero possibilitariam uma análise de longo prazo dos padrões de reprodução e conflito, seus fatores determinantes e por fim a comparação entre os

gêneros. Estava em fim em frente ao que seria a fonte de dados para responder às questões da tese que se segue.

Primeiramente, há uma sessão que foi construída para todas pessoas que fizeram parte dessa tese, mas que nunca viram um macaco na vida. Depois, essa tese se divide em quatro capítulos dedicados a descrever os padrões de reprodução e conflito em três gêneros de Callitrichidae abrigados em uma mesma colônia de maneira a tornar possível sua comparação, a inferência de processos evolutivos envolvidos em sua diversificação e por fim suas implicações na vida social.

No capítulo inicial é apresentada a filogenia da Família e através e uma revisão da literatura se discute a distribuição de algumas características chave entre os Gêneros. Por meio dessa abordagem foi possível definir o estado ancestral de todas as estratégias e propor uma cadeia de eventos relacionada ao surgimento das características observadas atualmente.

Em seguida, é feita referência às estratégias de investimento reprodutivo aplicadas ao longo da vida das fêmeas dos três gêneros. Pudemos notar que a despeito de uma oferta de recursos uniforme, as fêmeas de cada gênero aplicam seus recursos em reprodução de uma maneira claramente diferenciada, o que pode denotar diferentes estratégias adaptativas desenvolvidas ao longo da história de cada linhagem. Nesse capítulo já se propõe também o papel da condição da fêmea na definição de sua taxa reprodutiva.

O terceiro capítulo investiga os fatores relacionados à sobrevivência dos filhotes de fêmeas dos três gêneros ao longo de seu primeiro ano de vida. As diferenças encontradas foram relacionadas aos efeitos diferenciados que cooperação e conflito têm sobre o sucesso das fêmeas dominantes de cada um dos gêneros.

Por fim, no quarto capítulo foram exploradas as causas de conflitos severos que resultavam na ruptura dos grupos estabelecidos na colônia. Dessa vez foram comparados somente *Callithrix* e *Leontopithecus*. A diferença nos fatores que explicam a ocorrência de conflitos para cada um desses gêneros sugere que existe alguma diferença nos mecanismos disponíveis para cada um na busca pela manutenção de relacionamentos tolerantes e monopolização da reprodução.

Entre mais erros do que acertos durante a vida de doutorando o aprendizado resultante desse processo culminou com essa tese que têm nesse momento em mãos. Com esses quatro capítulos, espero contribuir para a discussão acerca de como surgiu e se diversificou uma sociedade de primatas singular por ser pautada no cuidado cooperativo da prole. Ao leitor, sugiro que mantenha em mente que alguns padrões sociais são como adaptações morfológicas que surgem diversas vezes na árvore da vida e são fixados por resolverem problemas comuns que afetam a sobrevivência e reprodução individual. Assim como nossos olhos, cabelos e mãos não surgiram quando nos tornamos humanos, nossas sociedades e comportamentos também surgiram através de uma cadeia de eventos desenvolvida ao longo do tempo. Possíveis semelhanças encontradas entre a estrutura social dos calitriquídeos e as sociedades humanas certamente não partiram de um mesmo ancestral comum, mas podem ter seguido processos semelhantes. Por fim esse trabalho visa estender a base comparativa no que se refere a processos de evolução social, de maneira a dar uma pequena ajuda na busca das verdadeiras raízes de nossas próprias virtudes e problemas como espécie humana.

## Os Callitrichidae (pra quem nunca ouviu falar)

### *Saguinus*

São conhecidos popularmente como *Saguinus*. Primeiro gênero a se diversificar e também é o gênero com maior número de espécies. Quase todas espécies são Amazônicas a exceção de uma que vive nas florestas da América Central. Algumas espécies são endêmicas e ameaçadas de extinção, como é o caso do Manauara *Saguinus bicollor*. Formam grupos pequenos, mas que passam muito tempo buscando insetos e frutos associados em grupos mistos, ou seja, entre mais de uma espécie de *Saguinus* e até mesmo em associação com *Callimico*.



*Sagunis martinsi* no CPRJ (Foto:Luana C. Munster)

### *Leontopithecus*

Esses são os famosos *Leontopithecus*. Quatro espécies, todas de Mata Atlântica, todas ameaçadas de extinção. Também formam grupos familiares que ocupam áreas relativamente grandes e costumam se abrigar em ocos de árvore para pernoitar.



*Leontopithecus rosalia* no Parque Nacional do Superagüi (Foto: Rodrigo F. Moro-Rios)

### *Callimico*

Um bicho diferente. Além de ter um único filhote por gestação, esses animais tem algumas características morfológicas que se assemelham mais aos Cebidae (macacos-prego e macacos-de-cheiro) do que ao restante dos calitriquídeos de forma tal que chegou até mesmo a haver quem propusesse uma Família si pra eles, a Callimiconidae. É difícil de observá-lo, segui-lo e capturá-lo e sua distribuição se encontra em regiões Amazônicas cujo acesso não é lá dos melhores. Por conta disso, esse Gênero ainda foi muito menos estudado do que o restante dos Gêneros da Família, mas esse é um cenário que está se alterando.



*Callimico goeldi* no CPRJ (Foto: Rodrigo F. Moro-Rios)

### *Cebuella*

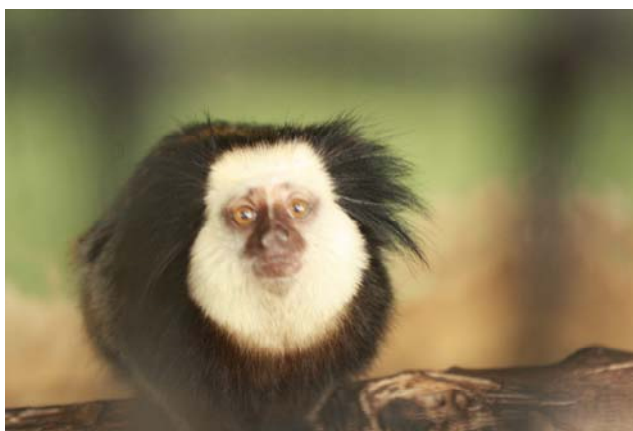
O mico-leãozinho. Mesmo entre macacos pequenos, esse é um macaco pequeno. De fato, esse é o menor antropóide do mundo. Vive em matas de igarapés da região oeste da Amazônia. Seus dentes são adaptados à exploração de gomas e somando isso à produtividade das matas em que vivem, esses animais conseguem viver em áreas muito pequenas. Tão pequenas são suas áreas de vida que ao invés de carregarem os filhotes o dia todo, os pais os deixam em ocos de árvores passando para alimenta-los algumas vezes ao dia durante seu período de dependência.



*Cebuella pygmea* no CPRJ (Foto: Luana C. Munster)

### *Callithrix*

Esses são os *Callithrix*. Algumas espécies desse Gênero ocorrem na Mata Atlântica, mas chama a atenção o fato de ser o único Gênero a ter espécies que ocuparam com sucesso ambientes mais áridos como a Caatinga e o Cerrado. Graças ao tráfico de animais silvestres algumas espécies, comumente *Callithrix jacchus*, do nordeste, e *Callithrix penicillata*, do cerrado, se estabeleceram como invasoras em várias regiões brasileiras e são facilmente observadas até mesmo nas grandes cidades.



*Callithrix geoffroy* no CPRJ (Foto: Luana C. Munster)

### *Mico*

São os *Callithrix* amazônicos. Ainda há autores que acreditam que esse Gênero não exista e que as espécies que o compõem integrem o Gênero *Callithrix*. Porém alguns estudos apontam para um relacionamento mais próximo com *Cebuella*. Ainda se carece de estudos detalhados de longo prazo para populações silvestres do gênero.



*Mico chrysoleucus* no CPRJ (Foto: Rodrigo F. Moro-Rios)



### **O Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ)**

Fundado em 1977, o Centro de Primatologia do Rio de Janeiro é uma instituição que há mais de trinta anos reproduz com sucesso diversas espécies de calitriquídeos. Por conta disso o CPRJ teve papel de destaque em um dos mais importantes programas de reintrodução de espécies já ocorridos até o momento envolvendo o reestabelecimento de populações de *Leontopithecus rosalia*. Além disso, o CPRJ frequentemente fornece indivíduos para diversos programas de reprodução em cativeiro pelo mundo.

O Centro se encontra em uma área de florestas protegidas por unidades de conservação federais e estaduais na Serra dos Órgãos, na cidade de Guapimirim, a 90km da cidade do Rio de Janeiro. Os macacos habitam viveiros de 6,0x3,0x2,5m cercados por três paredes de concreto e um alambrado metálico sob telhas que mantém os animais protegidos da exposição à luz solar. Não há climatização dos recintos e a reprodução dos animais apresenta uma distribuição sazonal seguindo os picos de temperatura e a pluviosidade do local (French et al. 1996). Cada recinto contém uma caixa-ninho e galhos espalhados sobre o chão coberto com serragem e serrapilheira. Em cada recinto habitava um grupo de até treze indivíduos. Por vezes eram agrupados no mesmo recinto indivíduos de diferentes espécies ou gêneros, contudo dados referentes a esses grupos foram excluídos de nossa amostra. A alimentação dos animais consiste de duas rações diárias de frutas frescas (uvas, mangas, maçãs, melancia, melão, laranjas e bananas) e ocasionalmente larvas de tenébrios. A água dos animais também era trocada duas vezes ao dia juntamente com as refeições.

Para esse estudo examinamos os registros de reprodução e conflito de animais cativos alojados no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ). Esses registros foram mantidos a partir de 1977. Desde a fundação da colônia até hoje os grupos são formados pelo pareamento tanto de casais de origem silvestre quanto de

casais de origem cativa ou mista. Os filhotes são mantidos junto dos pais para que sejam formados grupos familiares. Filhotes adultos ocasionalmente são retirados da presença dos pais por motivo de brigas no recinto, pareamento para acasalamento na colônia ou transferência para outros grupos cativos. Ante a morte ou retirada de um ou ambos os pais os grupos podiam ser desfeitos ou mantidos apenas com irmãos, os quais por vezes recebiam para acasalamento um indivíduo não aparentado. Além desses casos, o CPRJ também envia esporadicamente animais em idade adulta para outras colônias, zoológicos e programas de reintrodução.

Nesse estudo, todas inferências se referem à experiência paternal remetem ao primeiro macho a estabelecer um casal reprodutivo. Uma vez que não foi possível realizar uma análise genética de paternidade e acasalamentos poliândricos são possíveis.



Visão geral de um dos setores de viveiros do CPRJ (Foto: Luana C. Munster)

# **Capítulo 1 Princípios, padrões e processos na evolução e irradiação da sociedade dos Callitrichidae (Os Callitrichidae pra quem já ouviu falar)**

## **1.Introdução**

Sociedades animais onde a reprodução está restrita a poucos indivíduos assistidos no cuidado da prole por outros indivíduos não reprodutores em idade adulta são denominadas sociedades de reprodução cooperativa ou cuidado cooperativo (Emlem 1992). Espécies com reprodução cooperativa estão sujeitas a uma série de pressões comuns que geram padrões marcantes, evidentes até mesmo em táxons distantes nos quais essa característica social surgiu independentemente.

Nos grupos com reprodução cooperativa a sobrevivência dos filhotes e, portanto o sucesso reprodutivo como um todo, é estritamente dependente do auxílio de indivíduos além do casal reprodutor em questão (Emlem 1992, Clutton-Brock 2002, 2010). Como existe uma demanda de trabalho muito grande na criação de cada ninhada, a reprodução de vários indivíduos mesmo tempo conduziria a uma alta mortalidade de infantes devido à escassez de indivíduos aptos a estarem atuando no cuidado (Dietz 2004).

Essa característica dos reprodutores cooperativos conduz a uma pressão para que sejam limitados os números de indivíduos reprodutores, enviesando a distribuição das oportunidades de passagem de genes para a próxima geração em favor de poucos indivíduos reprodutores (Dietz 2004, Tardif *et al.* 2009). Paradoxalmente, a importância das relações cooperativas acaba por criar uma pressão de conflito (Digby & Saltzman 2007). O balanço entre suprir a necessidade por ajuda no cuidado dos imaturos e minimizar os conflitos inerentes a tal necessidade define então as características dos sistemas sociais dos reprodutores cooperativos (Ferrari 2009, Yamamoto *et al.* 2007).

Quando ocorrem eventos de irradiação adaptativa a partir de um ancestral reprodutor cooperativo, as espécies resultantes podem vir a desenvolver diferentes estratégias ecológicas e histórias de vida. É de se esperar então que diferentes histórias gerem diferentes meios de se balancear a necessidade por cooperação e os conflitos de uma sociedade com poucas oportunidades para reprodução. Tais meios envolvem diferentes adaptações de cunho social que permitem que os conflitos e disputas não ocasionem a ruptura da unidade social, permitindo a manutenção de relacionamentos cooperativos cruciais (Vehrecamp 1983, Garber 1997). A comparação de táxons proximamente aparentados é um dos métodos comuns da ecologia comportamental para criar e testar hipóteses acerca dos processos envolvidos na evolução das referidas adaptações sociais.

Dentre todos os táxons de primatas modernos há apenas uma família que exhibe reprodução cooperativa, são os Callitrichidae. Os Callitrichidae são macacos de pequeno porte (100 a 700 g) que habitam a Região Neotropical, ocupando diferentes biomas nesse espaço, desde o semi-árido da Caatinga ao extremo chuvoso da Amazônia (Rylanda 1993). Não coincidentemente, além de serem os únicos reprodutores cooperativos as fêmeas de calitriquídeos são as únicas que frequentemente dão a luz a gêmeos. É bem disseminada a idéia de que a reprodução cooperativa se fixou no ancestral desse táxon como uma forma de possibilitar a manutenção de uma alta taxa reprodutiva (Garber 1997).

A diversificação inicial dos gêneros de Callitrichidae atuais pode ter ocorrido na região da Floresta Amazônica, com uma posterior ocupação dos biomas Cerrado, Caatinga e Floresta Atlântica (Perelman *et al.* 2011). A ocupação de ambientes ecologicamente bastante distintos conduziu à evolução de características morfológicas distintas, como por exemplo os dentes especializados à gominivoria, presente nos

gêneros *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella* e ausente nos demais (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Rylands 1993, 1996).

Juntamente ao estabelecimento de características morfológicas distintas, a irradiação dos calitriquídeos em diferentes ambientes supostamente ocasionou uma diversificação na história de vida, na demografia das populações e nos sistemas sociais dos diferentes gêneros (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Rylands 1993, 1996, Garber 1993). A variação na taxa reprodutiva é bastante evidente no caso do gênero *Callimico* que não produz gêmeos. Já a diversidade existente na organização social, tem como bom exemplo a singularidade das famílias expandidas do gênero *Callithrix*, quando todos os outros gêneros vivem em famílias nucleares (sensu Ferrari & Lopes-Ferrari 1996). Também chama a atenção a variabilidade encontrada nos mecanismos de monopolização da atividade reprodutiva de adultos subordinados ao casal reprodutor. Esse é o caso da supressão endócrina que é observada para alguns gêneros e para outros não (Garber 1993, Digby 2006, French *et al.* 2008).

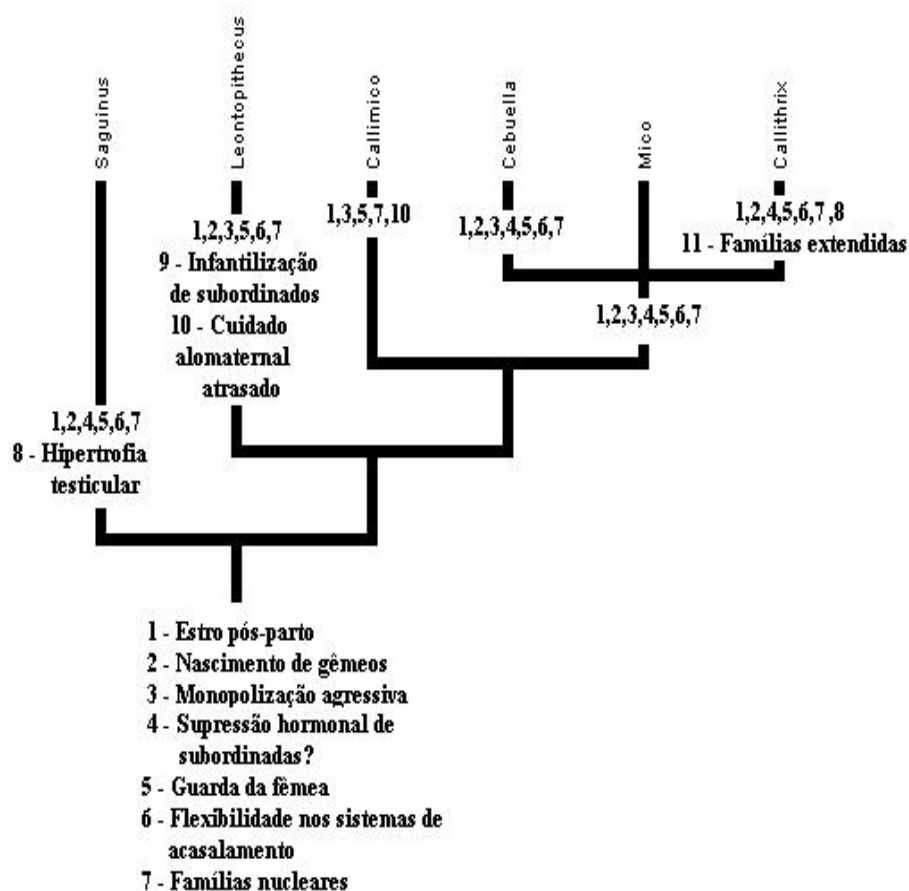
Assim, comparamos com base na literatura disponível algumas características da reprodução, demografia e sistema social dos gêneros *Callithrix*, *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Cebuella* e *Callimico*. Através de tal comparação buscamos compreender quais são os traços ancestrais do sistema de reprodução cooperativa na família e sua derivação através do surgimento, modificação ou exclusão de características. Ao discutir esse tema sob a perspectiva de uma filogenia moderna, esperamos lançar luz sobre o estado ancestral e a cadeia de processos envolvidos no surgimento e estabelecimento dos padrões de estrutura e adaptações sociais observadas para os gêneros atuais da família.

## **2. A hipótese de relacionamento**

O que será exposto a seguir não é uma tentativa de se propor uma hipótese de relacionamento e diversificação para os gêneros atuais de Callitrichidae com base em características reprodutivas, demográficas e sociais. O propósito será utilizar uma hipótese de relacionamento estabelecida como pano de fundo para discutir o surgimento e a diversificação das características de interesse.

Garber (1993) havia utilizado do mesmo procedimento para entender o estado ancestral e a irradiação dos sistemas sociais de calitriquídeos utilizando de uma árvore filogenética que tinha como base apenas características morfológicas. Com o passar dos anos e, com a disseminação e a utilização de diferentes técnicas de estudo de relacionamento por meio da comparação de sequências de DNA nuclear e mitocondrial foi revelada uma hipótese contrastante para o relacionamento entre os gêneros. No caso, todas as propostas filogenéticas embasadas em dados moleculares indicam que o gênero *Saguinus* foi o primeiro a se diversificar a partir de um ancestral comum ao restante dos gêneros atuais (Cortez-Ortiz 2009). Quando são levadas em conta apenas características morfológicas, o posto de gênero mais antigo é conferido a *Callimico* (Cortez-Ortiz 2009; Fig.1).

Uma das consequências mais marcantes dessa diferença está na interpretação da evolução do nascimento de gêmeos. Caso *Callimico* tivesse sido o primeiro gênero atual a se diversificar a partir do ancestral, seria plausível concluir que o nascimento de gêmeos surgiu após o sistema de reprodução cooperativa. No entanto, uma diferenciação mais tardia do gênero *Callimico* em relação a *Saguinus* e *Leontopithecus* significaria que o nascimento de gêmeos poderia ser uma característica já presente no ancestral comum de todos os gêneros atuais. Nesse caso, o nascimento de gêmeos deveria ter surgido independentemente em duas ocasiões ou deveria ter sido perdido apenas em *Callimico*.



**Figura 1-1** Proposta de relacionamento filogenético adaptada a partir do trabalho de Ortiz *et al.* (2009) apresentando a distribuição das características analisadas nesse estudo entre os gêneros de Callitrichidae.

Aqui, utilizamos da revisão feita por Ortiz *et al.* (2009) na qual é apresentada uma árvore de consenso obtida a partir da compilação de todas as propostas de relacionamento a partir dados moleculares até a data. Nesse caso, *Callimico* teria se diversificado após o surgimento de *Saguinus* e *Leontopithecus* o que nos leva a duas questões: 1) O cuidado cooperativo surgiu como resposta ao nascimento de gêmeos ou abriu caminho para que o nascimento de gêmeos se fixasse nas populações? 2) O nascimento de gêmeos surgiu independentemente entre *Saguinus-Leontopithecus* e entre *Callithrix-Mico-Cebuella* ou apenas deixou de existir para *Callimico*? Para ajudar a

responder essas perguntas, primeiramente deve-se comparar a atividade reprodutiva das fêmeas nos Callitrichidae modernos.

### **3. Atividade reprodutiva da fêmeas dominantes**

Em Callitrichidae, as fêmeas dominantes são aquelas que monopolizam a maior parte da atividade reprodutiva no grupo, como é o padrão em todos reprodutores cooperativos (Emlem 1992, Dunbar 1995, Dietz 2004, Clutton-Brock 2010). Entender quais são as restrições ecológicas e sociais que determinam a alocação de esforço reprodutivo por parte dessas fêmeas permite inferir quão necessário é o auxílio no cuidado à prole e quão essencial é a monopolização da atividade reprodutiva.

As fêmeas de todos os gêneros atuais de Callitrichidae são capazes de serem fecundadas ainda durante a lactação de infantes recém nascidos, característica conhecida como estro pós-parto. A presença dessa característica em todos os gêneros indica que a capacidade de desenvolver uma alta taxa reprodutiva já existia no ancestral comum a todos os calitriquídeos (Ah King & Tulberg 2000). Pelo mesmo motivo parece plausível a interpretação de que o cuidado cooperativo e até mesmo o nascimento de gêmeos seriam características do animal ancestral anteriores à irradiação moderna.

Mesmo sendo capazes de reproduzir duas vezes ao ano, as fêmeas dos gêneros de Callitrichidae diferem entre si na maneira na qual aproveitam seu potencial reprodutivo (French *et al.* 2009). Como foi exposto nos capítulos anteriores dessa tese, *Callithrix* apresenta uma produtividade de filhotes marcadamente mais acelerada se comparado a *Saguinus*, *Leontopithecus* e também *Callimico*. Tal potencial reprodutivo é atingido por fêmeas de *Callithrix* por elas se reproduzirem duas vezes ao ano e ter maior número de ninhadas com gêmeos, tanto em cativeiro quanto em vida livre (Digby & Saltzman 2009, French *et al.* 2009).



Apesar da cooperação ao menos por parte de um macho adulto ser imprescindível, a condição da fêmea é que tem um dos papéis mais marcantes na determinação da sobrevivência dos filhotes nascidos (Baker & Woods 1992, Bales *et al.* 2001,2002, Tardif *et al.* 2001, Fite *et al.* 2005, Cap 2) . Nesse caso, a flutuação da disponibilidade de alimentos pode determinar a sazonalidade reprodutiva e as decisões das fêmeas em investir ou não em uma nova prole e também o quanto investir (Tardif & Ross 2009, Tardif *et al.* 2013). A possibilidade de explorar gomas durante o ano todo devido a uma adaptação na dentição está disponível apenas para *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella*. Poder-se-ia pensar que para esses animais a escassez de recursos deve exercer uma pressão menor sobre a sobrevivência dos filhotes do que para o restante dos gêneros da família (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989). Mesmo assim, a disponibilidade de outros recursos que não goma também afeta a sobrevivência dos filhotes de *Callithrix*, bem como a taxa reprodutiva das fêmeas (Bales *et al.* 2002).

Então, o que se observa é que a alta taxa reprodutiva depende e pode até mesmo ser expandida de acordo com a disponibilidade de recursos nutricionais para as fêmeas. Pode-se dizer que essa é uma tendência presente desde o ancestral comum da família (Ah-King & Tulberg 2000). Logo, fêmeas dominantes de toda a família possuem mecanismos para alocar seu esforço reprodutivo de acordo com as condições ambientais, constituindo estratégias reprodutivas que podem até mesmo ser consideradas adaptativas caso tenham sido fixadas ao longo do tempo (Tardif & Jaquish 1997, Tardif & Ross 2009).

Em um dos extremos da produção de filhotes na família, *Callithrix* comumente têm mais óvulos fecundados do que filhotes nascidos e isso se deve a reabsorção fetal intra-uterina (Rutherford & Tardif 2009). Essa reabsorção fetal, permite às fêmeas

avaliarem se as condições são propícias ou não para que se dê seguimento àquela gravidez.

No outro lado da moeda, o nascimento de um único filhote em *Callimico* pode indicar uma restrição à atividade reprodutiva no ancestral que divergiu do restante dos calitriquídeos. Essa restrição teria sido sustentada ao longo de gerações de maneira tal que não havia mais fêmeas que conseguissem reproduzir gêmeos com sucesso.

*Callimico* e *Leontopithecus* apresentam as menores densidades e as menores taxas reprodutivas da família. Outra característica compartilhada apenas pelas fêmeas desses dois gêneros está no tempo que decorre até que a fêmea permita que outros indivíduos, até mesmo o pai, assistam no cuidado da prole. Enquanto para todos os outros gêneros os adultos do grupo têm acesso ao infante logo nos primeiros dias de vida, para os dois gêneros supracitados as mães demoram de duas a três semanas para permitir que outros indivíduos tenham contato com os infantes (Santos *et al.* 1997, Jurke 1996, Porter 2001). A menor taxa reprodutiva de *Callimico* ocasiona maior flexibilidade no investimento maternal e no cuidado alomaternal necessário para o desenvolvimento dos filhotes (Porter 2001). A linha de raciocínio que segue então é que em menores densidades existem menos ajudantes, porém uma diminuição da taxa de produção de filhotes diminui a importância relativa da ajuda no sucesso reprodutivo (Porter 2011).

Outra característica reprodutiva observada entre alguns calitriquídeos é a senescência reprodutiva, ou seja, o fim da vida reprodutiva de uma fêmea após certa idade (Tardif *et al.* 2008, 2013). Estudos com o gênero *Leontopithecus* falharam em demonstrar a existência de senescência reprodutiva, ao passo que tal característica se faz presente em *Saguinus* e *Callithrix* (Tardif & Ziegler 1992, Harcourt 1995, Tardif & Jaquish 1997, French *et al.* 2009). A diversificação e as implicações da presença ou

ausência dessa característica serão discutidas com maior profundidade a seguir nesse capítulo.

Em todos os gêneros, bem como nas espécies ancestrais, a taxa reprodutiva vai influenciar diretamente as condições demográficas das populações e nas decisões de dominantes e subordinados quanto à cooperação, tolerância e monopolização (Digby & Saltzman 2007).

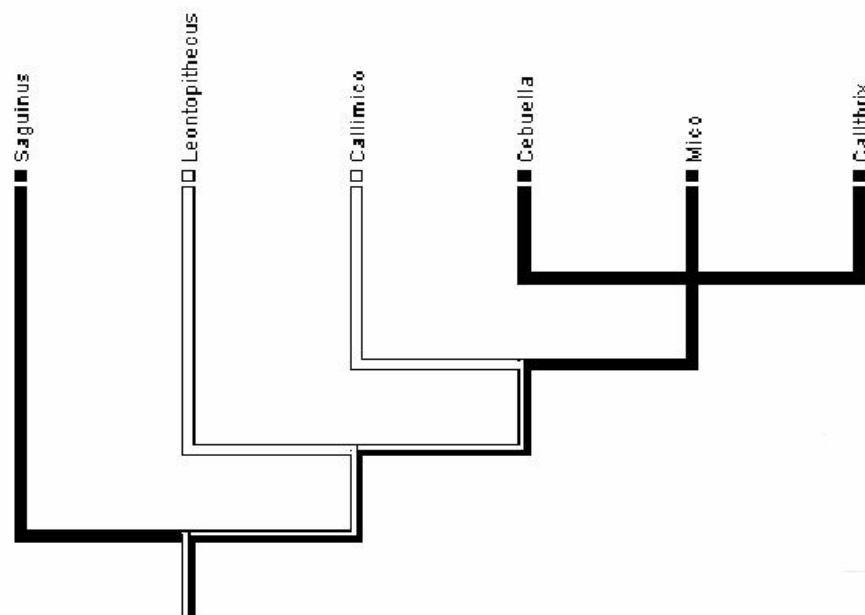
#### **4. Supressão de fêmeas subordinadas e mitigação de conflitos**

O reduzido número de oportunidades reprodutivas para subordinados e os desafios relacionados à monopolização para dominantes, possivelmente conduziram ao mesmo tempo à evolução de adaptações relacionadas à monopolização da atividade reprodutiva e da manutenção de relacionamentos tolerantes (Yamamoto *et al.* 2009). De maneira a ilustrar essa ideia, comparamos a seguir como ocorre a monopolização da atividade reprodutiva nos gêneros de Callitrichidae.

Quando nos referimos à monopolização de atividade reprodutiva por indivíduos dominantes em Callitrichidae, machos e fêmeas diferem entre si. Enquanto machos subordinados em idade adulta são aptos a se reproduzir em todos os gêneros, as fêmeas subordinadas na mesma condição não são fisiologicamente aptas a se reproduzir em alguns gêneros. Fêmeas subordinadas de *Callithrix*, *Mico*, *Cebuella* e *Saguinus* não concluem os seus ciclos ovarianos por meio de inibição endócrina, característica comum a espécies que exibem um sistema de cuidado cooperativo (Clutton-Brock 2002, 2010, French *et al.* 2009). No caso das fêmeas subordinadas de *Callimico* e *Leontopithecus* as fêmeas adultas subordinadas são aptas a se reproduzir. Quando fêmeas subordinadas desses dois gêneros não se reproduzem são levadas a evitarem a endogamia devido a

comportamentos agressivos das fêmeas dominantes e não por terem deixado de ovular (Digby & Saltzman 1997, Saltzman *et al.* 2009, French *et al.* 2008) .

Ao analisar a distribuição da ocorrência da supressão endócrina das fêmeas subordinadas na árvore genealógica da família novamente constatamos um caso de convergência ou reversão de características (Fig. 2). Nesse caso, a supressão poderia ter evoluído independentemente em *Saguinus* e depois em *Callitrix-Cebuella-Mico* ou poderia ter deixado de existir para *Leontopithecus* e também para *Callimico* em dois eventos independentes.



**Figura 1-2 . Distribuição da ocorrência de supressão hormonal de fêmeas subordinadas na família Callitrichidae. Os ramos preenchidos remetem a ocorrência de supressão, os ramos vazios a ausência e os ramos com cores divididas significam incerteza quanto ao estado ancestral**

Podemos já nesse ponto vislumbrar duas estratégias que divergiram a partir do mesmo ancestral com alta taxa reprodutiva. Por um lado *Callitrix* atinge maiores densidades, se reproduzem mais rápido e restringem fortemente a reprodução de fêmeas subordinadas, as quais conseguem avaliar constantemente oportunidades reprodutivas

em grupos vizinhos, embora essas sejam preenchidas prontamente quando vagas (Lazaro-Perea *et al.* 2000). Por outro lado, *Leontopithecus* e *Callimico* reproduzem mais devagar, exibem histórias de vida mais lentas, vivem em densidades mais baixas e a monopolização da reprodução de fêmeas subordinadas é mais amena enquanto que a busca dessas por oportunidades reprodutivas fora do grupo pode ser mais demorada. No caso de *Leontopithecus* a poliginia pode ser vantajosa até mesmo para dominantes quando as filhas subordinadas ainda não encontraram uma oportunidade reprodutiva e há um macho não aparentado dentro do grupo (Dietz *et al.* 1993, Dunbar 1995, Dietz 2004, Baker *et al.* 2008).

*Saguinus* e *Cebuella* têm características que mesclam taxas reprodutivas mais altas que as de *Leontopithecus* e *Callimico* e densidades consideravelmente mais baixas do que as observadas em *Callithrix*. Tanto *Saguinus* quanto *Cebuella* apresentam supressão hormonal de fêmeas subordinadas e marcante monopolização da atividade reprodutiva por uma fêmea dominante, mas ao contrário de *Callithrix* o infanticídio nunca foi observado para esses gêneros (Digby & Saltzman 2007). Pode-se dizer que a densidade populacional aumenta os conflitos relacionados à monopolização pela fêmea dominante de maneira tal que mecanismos de supressão pós-concepção da reprodução das subordinadas, o caso do infanticídio passam a ser vantajosos (Digby & Saltzman 2009).

A inibição hormonal da atividade reprodutiva de fêmeas subordinadas em calitriquídeos é uma condição que se reverte facilmente quando as oportunidades de reprodução para essas fêmeas se tornam mais atraentes (Saltzman *et al.* 1997, 2004, Smith *et al.* 1997). Ao se retirar fêmeas dominantes e introduzir um novo macho adulto, fêmeas adultas de *Callithrix* passam a desenvolver seus ciclos ovarianos quase que prontamente e reproduzem pouco tempo depois (Saltzman *et al.* 1997, 2004). Ao somar

esse fato com a possibilidade de perda do investimento reprodutivo devido ao infanticídio na presença de uma fêmea dominante, somos conduzidos à ideia de que a supressão hormonal é uma adaptação que permitiu às fêmeas subordinadas permanecerem pacificamente no grupo enquanto aguardam o aparecimento de uma boa oportunidade reprodutiva fora do grupo (Digby & Saltzman 2007, Saltzman *et al.* 2008, 2009).

De uma maneira geral, as decisões de animais subordinados entre uma possível dispersão e a permanência no grupo vão depender dos possíveis custos de cada uma dessas alternativas claramente antagônicas e em oposição (Yamamoto *et al.* 2009). Os custos de dispersão são definidos pelas oportunidades reprodutivas que existem fora do grupo, o tempo de busca e a busca por essas oportunidades. Os custos de permanecer no grupo são bastante inerentes à inércia reprodutiva e à potencial agressividade das fêmeas dominantes (Vehrecamp 1983).

Como já foi exposto alguns parágrafos acima, a disputa por oportunidades reprodutivas é mais pronunciada em altas densidades, como é o caso em populações de *Callithrix* (Digby & Ferrari 1994, Digby & Saltzman 2007, 2009). Nesse caso, a permanência no grupo natal pode ser bastante importante para que uma fêmea subordinada consiga estar em segurança até que surja uma boa oportunidade reprodutiva dentro ou fora desse grupo (Dunbar 1995 b, Clutton-Brock 2010). Embora fêmeas dominantes se beneficiem da ajuda de animais subordinados, os benefícios ao cuidado da prole parecem ter seu máximo com dois ajudantes (Yamamoto *et al.* 2007). Além disso, ajudantes machos parecem investir mais no cuidado da prole e não representam perigo à monopolização da atividade reprodutiva pela dominante enquanto que as fêmeas subordinadas potencialmente representam (Dunbar 1995, French *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2007).

Contudo, a aptidão das fêmeas dominantes depende do sucesso de suas próprias filhas subordinadas. Logo, a permanência das subordinadas no grupo natal é em certos casos a melhor condição para otimizar a passagem e replicação de parte do genótipo da dominante (Dunbar 1995, Dietz 2004). Se a densidade define a melhor estratégia para dominantes e subordinadas de uma maneira próxima, diferenças históricas nas densidades das populações de Callitrichidae podem ser as causa últimas de adaptações relacionadas à manutenção de relacionamentos tolerantes entre fêmeas.

Tomando como ponto de partida a posição basal do gênero *Saguinus*, podemos reconstruir a história da supressão hormonal da reprodução de fêmeas subordinadas de Callitrichidae através do raciocínio a seguir. Primeiramente assumimos que a população ancestral já viveria em um cenário de alta taxa reprodutiva, nascimento de gêmeos, cooperação e desvio reprodutivo ocasionando escassez de oportunidades para fêmeas subordinadas e monopolização agressiva por parte das dominantes. Nesse caso a supressão endócrina já poderia existir anteriormente à diversificação dos gêneros atuais por ter sido vantajosa já nesse estágio da evolução da família. Segmentos dessa população ancestral adentraram diferentes ambientes estando sujeitos a variados regimes de disponibilidade de recursos energéticos para serem alocados na reprodução. Dado esse fato, a história de cada uma dessas sub-populações se desenrolou sob regimes demográficos contrastantes. Esses contrastes demográficos impuseram diferentes balanços de custo e benefício das estratégias de dominantes e subordinadas.

Se a supressão endócrina já possibilitava relacionamentos tolerantes entre dominantes e subordinadas do ancestral comum, pode-se dizer que com a diminuição da densidade vivenciada independentemente pelos ancestrais de *Leontopithecus* e *Callimico* impulsionou a perda da capacidade de subordinadas de gerar auto-supressão endócrina. Os motivos que teriam favorecido a perda da supressão seriam a opção de

compartilhar a reprodução no grupo natal e a possibilidade de subordinadas em desenvolver novos grupos e novas áreas de vida após a dispersão.

Alternativamente com a hipótese de que fêmeas de *Leontopithecus* seriam mais tolerantes à reprodução de fêmeas subordinadas, pode-se propor que a inibição nesse gênero ocorre devido a outras estratégias de monopolização aplicadas pela dominante. Podemos citar nesse caso a agressividade direta mais acentuada e a sincronia nos ciclos ovarianos de fêmeas dominantes e subordinadas, características estas que são observado unicamente para *Leontopithecus* (Kleiman *et al.* 1978, French *et al.* 2008, 2009). No contexto temporal, ambos motivos para perda de supressão seriam válidos, pois no mesmo relacionamento entre dominantes e subordinadas pode ser vantajoso monopolizar a reprodução em um período e compartilhar em outro.

Em populações de *Leontopithecus* o tempo de busca por parceiros pelas subordinadas é maior, porém ao mesmo tempo é quase certa a dispersão e o estabelecimento de um novo grupo (Dietz *et al.* 1993). Para essas fêmeas não há nenhuma supressão hormonal e em alguns casos concessões temporárias do acesso ao parceiro no grupo natal são vantajosas para dominantes e subordinadas (Dunbar 1995, Dietz *et al.* 1993, Dietz 2004). Em populações de *Callithrix* a todo o momento podem surgir novas oportunidades para as subordinadas, às quais são preenchidas tão rapidamente quanto surgem (Lazaro-Perea *et al.* 2000, Snowdon & Ziegler 2007). Uma alternativa à competição fora do grupo é permanecer no grupo natal até que surja a oportunidade de herdar a posição de dominante ou um pedaço da área de vida (Ferrari & Digby 1996, Ferrari 2009, Sousa *et al.* 2007, Yamamoto *et al.* 2007).

Adicionalmente, cópulas de subordinados entre grupos vizinhos parecem ser uma das decisões possíveis aos animais subordinados enquanto em seu grupo natal (Digby 1999, Baker *et al.* 2008). Porém, fêmeas subordinadas de *Callithrix* certamente



estarão mais em contato com machos de grupos vizinhos do que fêmeas de *Leontopithecus* e *Callimico*. Portanto, haverá para *Callithrix* várias oportunidades de encontrar novamente parceiros extra grupo caso não estejam reprodutivamente ativas na ocasião do primeiro encontro, o que pode não ser o caso para *Leontopithecus* e *Callimico*.

Muito do que se discutiu sobre a manutenção de indivíduos adultos subordinados nos grupos de calitriquídeos evocou a necessidade da cooperação. Contudo, os benefícios para a sobrevivência dos filhotes parecem não aumentar após certo número de ajudantes ter sido atingido (Bales *et al.* 2000, Ferrari 2009). Subordinados adicionais representam na realidade vários custos em potencial para os indivíduos dominantes, como ameaças à monopolização reprodutiva, conflitos com outros indivíduos jovens e disputa por recursos escassos (Smith & French 1997, Sanchez *et al.* 2002, Digby & Saltzman 2007, Saltzman *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2009). Somando-se o fato de que a condição da fêmea é o maior determinante do sucesso reprodutivo, podemos dizer que a cooperação além da mínima necessária para se reproduzir com sucesso acaba por gerar os conflitos (Snowdon & Zigler 2007). Tais conflitos se tornam mais ou menos acirrados de acordo com a disponibilidade de oportunidades reprodutivas para subordinadas (Saltzman *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2009). Nesse caso, a manutenção de relações tolerantes permissivas à permanência de filhotes mais velhos no grupo até que encontrem uma boa oportunidade reprodutiva propiciou uma maior aptidão a dominantes e subordinados. Pode-se dizer então que o desafio de manter uma sociedade com baixos níveis de conflito impulsionou a diversificação de estratégias reprodutivas e sociais na família.

Alternativamente, é igualmente plausível que a supressão hormonal não existisse para o ancestral comum. A monopolização entre fêmeas por meio de agressividade

ocorre em *Leontopithecus*, *Callimico* e *Cebuella* e embora possa ocorrer também em *Saguinus* e *Callithrix*, tal comportamento parece ser atenuado entre os últimos (Digby *et al.* 2007, Yamamoto *et al.* 2009). Logo, também faz sentido reconstruir a história das estratégias reprodutivas de fêmeas dominantes pensando que no ancestral de fato havia um viés na distribuição das oportunidades reprodutivas e disputas, mas que a estratégia ancestral de monopolização era a agressividade. A supressão endócrina teria surgido então independentemente em *Saguinus* e *Cebuella-Callithrix-Mico* de maneira a resolver um problema comum a ambos os gêneros, ou seja, a demanda por relacionamentos tolerantes em populações densas.

O mecanismo hormonal envolvido na supressão das fêmeas subordinadas é o mesmo observado para fêmeas dominantes quando não ovulam no período pós-parto (Tardif & Ross 2009). Conforme foi exposto nos parágrafos acima, o controle dos ciclos reprodutivos pós-parto pode ter sido no ancestral e continua sendo uma peça chave na estratégia reprodutiva dos animais da família. Tal controle é modulado pela avaliação das possibilidades para a reprodução no momento pelas fêmeas dominantes (Jaquish & Tardif 1997). A supressão endócrina das subordinadas pode então ser tão antiga que equivalente ao controle do estro-pós parto, se tratando apenas do resultado da avaliação das oportunidades de reprodução no início da vida reprodutiva de uma fêmea. Os resultados dessa avaliação podem resultar ou não em tentativas de reprodução de fêmeas subordinadas no grupo natal (Arruda *et al.* 2005)

## **5. Monopolização por machos**

É comum a todos os calitriquídeos atuais a possibilidade de formação de grupos que se acasalam em um sistema poliândrico onde vários machos têm acesso à fêmea (Ghinter *et al.* 2001, Baker *et al.* 2008, Ferrari 2009, Diaz-Muñoz 2011). É plausível

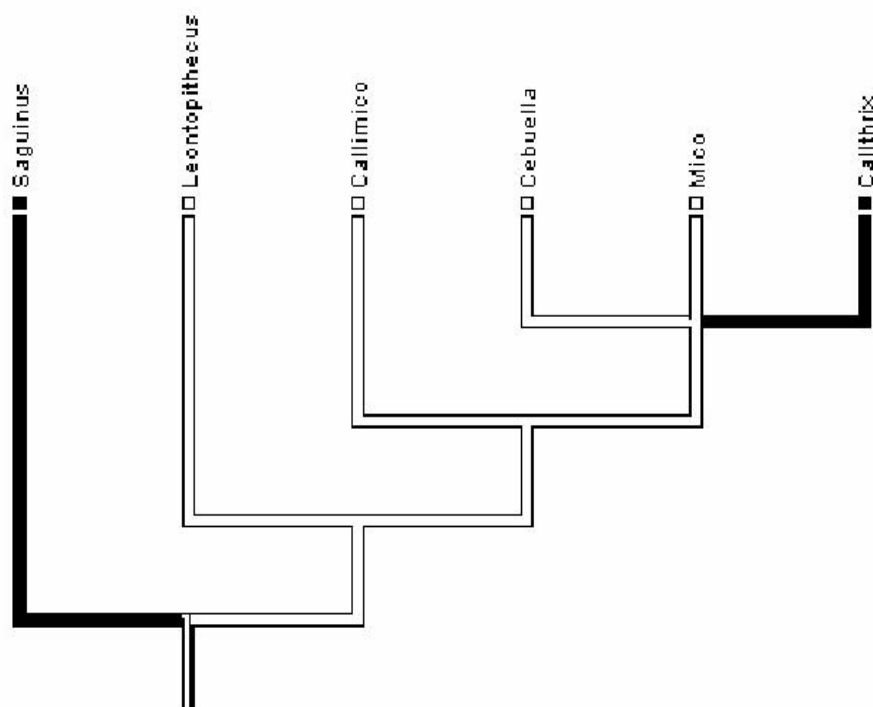
que o ancestral comum dos gêneros atuais já possuísse a flexibilidade atual com relação aos sistemas de acasalamento, dado ao fato de que para todos os gêneros já foram observados acasalamentos monogâmicos, poliândricos, poligínicos e poliginândricos (Garber 1993). No entanto, os desvios da monogamia parecem ser ocasionados por condições demográficas e ecológicas efêmeras e acasalamentos não monogâmicos não seriam frequentes em eventos reprodutivos consecutivos (Ferrari 2009).

Assim como as fêmeas, os machos dominantes de todos os gêneros desenvolveram comportamentos voltados para monopolização do acesso às fêmeas sexualmente receptivas. Por mais que machos subordinados possam ser observados copulando, machos dominantes de calitriquídeos investem na monopolização do acesso à fêmea durante os períodos no qual a ovulação é mais provável (Lotker *et al.* 2004, Baker *et al.* 2008). O comportamento de guarda da fêmea, na qual o macho dominante mantém uma grande proximidade com a fêmea que está ovulando e repele agressivamente a aproximação de outros machos à fêmea e da fêmea aos outros machos, é comum a todos os gêneros (Soini 1987, Baker *et al.* 1993, Heyman 1996, Decainini & Macedo 2008, Digby 1999) e indica que no ancestral comum da família já poderia haver adaptações voltadas à monopolização da reprodução por um único macho. A guarda da fêmea é tão relevante na vida de um macho adulto que um estudo com *Leontopithecus* selvagens indicou que os custos arcados pelos machos com a monopolização foram bastante superiores do que os custos arcados pelos mesmos com o cuidado de suas proles (Dietz *et al.* 1994).

Por vezes o número de machos é um melhor preditor da sobrevivência dos filhotes do casal dominante do que o número total de ajudantes adultos (Garber *et al.* 1984, Koenig 1995, Heyman & Soini 1999, Bales *et al.* 2000, Dietz 2004). Além disso, parece de fato haver um maior envolvimento dos ajudantes machos com relação ao

envolvimento das ajudantes fêmeas (Tardif *et al.* 2008, Yamamoto *et al.* 2009). Acasalamentos poliândricos podem ter se fixado como parte da estratégia reprodutiva das populações ancestrais por ocasionar a confusão da paternidade, o que por sua vez conduz a um maior envolvimento de todos os machos no cuidado aos infantes (Terborgh *et al.* 1985, Goldizen 1987, Garber 1997, Schaffner & French 2004). Surge então um impasse nas relações entre os machos do grupo. Assim como a monopolização é uma estratégia que pode ter propiciado a aptidão de certos genótipos desde as populações ancestrais o compartilhamento das oportunidades reprodutivas dentro do grupo também seria uma estratégia de sucesso.

Há uma adaptação que pode ter surgido de maneira a possibilitar a convivência pacífica entre um macho reprodutor e seus ajudantes mesmo dentro de uma estratégia que busca a monopolização da reprodução no grupo. Essa adaptação teria sido a hipertrofia testicular (Fig.3) de animais dominantes, levando a disputa pela fecundação dos óvulos da fêmea reprodutora em nível de competição espermática (Garber *et al.* 1997, Ginter *et al.* 2000, Araújo & Sousa 2008). A competição espermática e a hipertrofia testicular dos dominantes seriam fatores que ajudariam a responder porque mesmo em grupos onde vários machos copulam há um grande desvio de paternidade a favor de um único macho (Huck *et al.* 2004, Diaz-Muñoz 2011). Faz sentido pensar também que os relacionamentos geralmente pacíficos entre os machos de grupos de *Saguinus* e *Callithrix* também sejam possíveis dado às adaptações referidas acima, de maneira tal que por vezes é até mesmo difícil definir uma hierarquia de dominância entre os machos dos grupos (Heyman 1996, Decanini & Macedo 2008, Ghinter *et al.* 2001, Yamamoto *et al.* 2010).



**Figura 1-3 Distribuição da ocorrência de hipertrofia testicular entre os machos dominantes dos gêneros da família Callitrichidae. Os ramos preenchidos indicam a presença da característica para o clado.**

Infelizmente diferenças no volume testicular dos machos adultos ainda não foram avaliadas em *Callimico* e *Cebuella*. Já em *Leontopithecus*, não foram encontradas diferenças no volume testicular de dominantes e subordinados e neste caso, parece haver para esse gênero uma certa particularidade no que se refere aos relacionamentos entre machos adultos. Embora não haja registro de inibição da atividade reprodutiva para machos subordinados de nenhum dos gêneros, há uma redução nos níveis de testosterona observada apenas entre machos de *Leontopithecus*. Acasalamientos poliândricos são bastante raros em *Leontopithecus* e ocorrem em ocasiões nas quais pares de machos constituídos por pais e filhos ou irmãos entram em contato com uma fêmea não aparentada (Baker *et al.* 2008). Após um ou dois eventos reprodutivos se estabelece uma hierarquia bastante marcada entre os machos e a maioria dos acasalamientos passam a ser monogâmicos (Bakes & Dietz 1993).

A redução dos níveis de testosterona observada entre machos subordinados de *Leontopithecus* pode levar esses animais a desenvolver comportamentos infantilizados que contribuiriam para uma maior tolerância por parte dos machos dominantes (Bales *et al.* 2005). Se isso de fato for sustentado, existiria uma inibição hormonal nos machos subordinados de *Leontopithecus*, análoga à inibição dos ciclos ovarianos das fêmeas em sua funcionalidade, como parte da estratégia de subordinados para manter relacionamentos tolerantes e a permanência no grupo. Tudo o que foi exposto acima possivelmente destaca *Leontopithecus* dos demais calitriquídeos no que se refere à relação entre machos adultos. Enquanto em *Leontopithecus* a agressividade de dominantes pode até ter favorecido a supressão hormonal de subordinados, para os demais gêneros os machos subordinados sofrem pouco com a agressividade e existem até mesmo adaptações que permitem que a disputa pela fecundação dos óvulos seja pacífica.

O estudo da distribuição das oportunidades reprodutivas entre os machos recebeu consideravelmente menos atenção do que se observou para as fêmeas de calitriquídeos. A determinação molecular da paternidade foi concluída apenas em quatro estudos envolvendo *Callithrix* e *Saguinus*. Compreender isso e a distribuição das adaptações relacionadas à monopolização da reprodução entre machos será crucial para que se avance na discussão da evolução das estratégias reprodutivas e sociais de machos adultos em Callitrichidae.

A princípio, pode-se dizer que há um nítido contraste nas decisões de machos e fêmeas referentes à monopolização. Os relacionamentos entre machos costumam ser mais pacíficos do que os relacionamentos entre fêmeas para todos os gêneros estudados e há indicativos de que machos adultos são ajudantes mais eficientes (French & Inglet 1989, Baker & Dietz 1997, Garber 1997, Digby & Saltzman 2007, Yamamoto *et al.*

2009). Tanto machos quanto fêmeas podem abrir mão da monopolização da atividade reprodutiva em certas ocasiões e em ambos os casos existem algumas adaptações que podem ter surgido para viabilizar redução de conflitos. Contudo, a partilha das cópulas que ocorrem no grupo entre os machos parece ocorrer durante a sua formação inicial, onde ajudantes se fazem necessários (Garber 1997, Bales *et al.* 2000, Schaffner & French 2004, Baker *et al.* 2008, Ferrari 2009). Já para as fêmeas, a mesma partilha ocorre quando há limitadas oportunidades para dispersão de filhas mais velhas em grupos estabelecidos (Dietz *et al.* 1993, Digby & Ferrari 1994, Dunbar 1995, Dietz 2004). Isso talvez explique as diferenças nos mecanismos para manutenção de tolerância entre machos e fêmeas e as diferenças nesses mecanismos entre os gêneros.

No caso dos machos, ser tolerante e compartilhar a reprodução é necessário de forma a incentivar a permanência de parceiros para cuidar da prole (Price 1992, Schaffner & French 1997, 2004, Diaz-Muñoz 2011). A medida que o grupo cresce a necessidade por ajudantes se mantém, mas o valor de cada ajudante em si diminui ocasionando uma mudança na orientação da estratégia dos machos em direção à monopolização da reprodução no grupo. Surgiram assim adaptações que permitem aos dominantes mediar conflitos e manter ajudantes. Quando a competição é conduzida ao nível de esperma, machos dominantes podem se beneficiar da reprodução de seus filhos em cópulas extra-grupo ao passo que a monopolização da reprodução dentro do grupo é pouco afetada (Garber *et al.* 1997, Schaffner & French 2004). O mesmo benefício não se aplica para fêmeas dominantes, pois os filhotes das subordinadas nasceriam no grupo natal, ocasionando um custo para o nascimento de sua própria prole. No caso das fêmeas, fêmeas adultas adicionais quase sempre representam um custo adicional às dominantes (Yamamoto *et al.* 2009). Esse custo é então reduzido por uma adaptação das

fêmeas subordinadas (supressão endócrina) que se beneficiam da manutenção no grupo natal nos anos após a idade adulta ter sido atingida (Saltzman *et al.* 1996).

## **6. Diversificação inicial, alta taxa reprodutiva e monogamia**

As decisões de fêmeas dominantes e subordinadas de calitriquídeos estão atreladas à avaliação das oportunidades de se reproduzir com sucesso em um determinado momento da vida. Essa avaliação deve levar em conta os custos e benefícios de cada decisão possível a cada momento, definindo uma estratégia. Do início até os estágios intermediários da vida reprodutiva de uma fêmea de calitriquídeo pode-se assumir que ela ocuparia uma posição de subordinada. Um exemplo das decisões nesse estágio da vida é quando fêmeas adultas devem avaliar oportunidades reprodutivas dentro e fora do grupo e escolher entre permanecer no grupo natal ou migrar (Yamamoto *et al.* 2007). Nesse caso, as condições demográficas e o grau de orientação das oportunidades reprodutivas de cada população têm papel preponderante na avaliação de oportunidades reprodutivas e na definição de uma estratégia (Digby & Ferrari 1994, Goldizen *et al.* 1996, Sousa *et al.* 2007, Snowdon & Ziegler 2007).

Para fêmeas dominantes o sucesso reprodutivo parece estar atrelado à cooperação por parte de ao menos um macho adulto e à disponibilidade de recursos energéticos e proteínas no ambiente (Ferrari 1988, Garber 1997, Bales *et al.* 2001, Tardif *et al.* 2013). A monopolização da reprodução no grupo é tida como uma estratégia comum na família bem como em outras espécies com cuidado cooperativo de maneira a assegurar que a prole de uma fêmea dominante receba cuidados alomaternalis suficientes em seu período de desenvolvimento (Clutton-Brock 2002, Dietz 2004). No entanto, ocasiões nas quais as fêmeas se reproduzem poliginicamente ocorrem para a maioria dos gêneros, compartilhar a atividade reprodutiva no grupo, pode ser vantajoso



(Dunbar 1995, Dietz 2004) ou inevitável em certos períodos (Dietz 2004, Saltzman *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2009).

A disponibilidade de alimentos parece definir de que maneira as fêmeas utilizam seu potencial reprodutivo. De maneira geral, fêmeas de calitriquídeos podem produzir até 5 filhotes por ano e devem decidir quando alocar mais ou menos recursos para a reprodução (Tardif *et al.* 2013). A relação da condição maternal com a atividade reprodutiva e a sobrevivência da prole é comum a todos os gêneros tanto em condições de cativeiro quanto em vida livre (Cap 2, Bales *et al.* 2001, Tardif & Bales 2004, Tardif *et al.* 2013). Decisões relacionadas à manutenção de relacionamentos cooperativos e mitigação de conflitos constituem a base da vida social dos calitriquídeos e são definidos diretamente pelas estratégias reprodutivas que propiciam uma maior aptidão. Nas sessões acima analisamos alguns padrões que descrevem estratégias reprodutivas dos Callitrichidae. Agora, vamos nos focar em buscar os princípios possivelmente presentes no ancestral da família e nos processos de diversificação de características reprodutivas e sociais que resultaram nas sociedades dos gêneros atuais.

Para começarmos essa discussão devemos reconstruir primeiramente o estado ancestral dos calitriquídeos bem como o cenário ambiental e demográfico no qual vivia esse ancestral. Os Cebidae (*Cebus* e *Saimiri*) exibem o maior grau de parentesco com os Callitrichidae e é possível que os passos iniciais da evolução dos calitriquídeos se deu a partir da redução corporal (nanismo filético) e aumento do consumo de artrópodes e gomas (Goldizen 1990, Ah-King & Tulberg 2000). Assim, a redução de tamanho teria ocasionado um aumento na taxa de predação sofrida por esses animais, a ser compensada com uma maior taxa reprodutiva (Goldizen 1990). Embora essa hipótese seja válida, principalmente devido à gama de predadores que reconhecidamente atacam calitriquídeos, é difícil mensurar os efeitos da predação sobre as populações atuais e

consequentemente seu papel histórico na diversificação inicial dos ancestrais da família. Por outro lado, o regime de distribuição e disponibilidade de certos recursos pode ter sido um dos impulsos iniciais para o aumento da taxa reprodutiva na família (Ah-King & Tulberg 2000).

Todos os gêneros de Callitrichidae atuais têm capacidade de se beneficiar e explorar matas secundárias e ambientes de borda que apresentam alta produtividade de frutos e insetos (Rylands 1996). O gênero *Saguinus* foi o primeiro a se diversificar a partir do ancestral da família e ocupa até os dias atuais a região na qual a espécie ancestral provavelmente se diferenciou (Cortez-Ortiz 2009). Aqui, utilizaremos as características ecológicas de *Saguinus* como a base para definir as condições ancestrais de sobrevivência e reprodução (ver Garber 1993). Assim, podemos dizer que a espécie ancestral viveria em uma matriz de floresta primária, mas dependeria de ambientes de borda e secundários disponíveis ocasionalmente.

A disponibilidade de ambientes de borda e secundários em uma matriz primária pode ser ocasionada por eventos como a queda de árvores velhas ou o efeito de tempestades sobre uma área (Rylands 1996). A imprevisibilidade das condições ambientais é um fator que comumente conduz as espécies de animais a um maior potencial reprodutivo, que se desenvolve plenamente quando as condições se encontram favoráveis (Di Bitetti & Janson 2000). Pode ser então que a redução de tamanho e a maior dependência por artrópodes e outros itens disponíveis como goma, pode ter dado o primeiro impulso em direção a possibilidade que as fêmeas de Callitrichidae têm de incrementar sua taxa reprodutiva frente às condições ambientais favoráveis. Vale lembrar nesse ponto que a irradiação inicial dos gêneros atuais ocorreu durante o ótimo climático do Mioceno, um período de grande expansão das florestas, especialmente nas regiões mais próximas ao equador (Rosenberger 2009). Esse fato reforça a ideia de que

caso ambientes secundários tenham sido importantes para o ancestral, tais ambientes possivelmente estariam disponíveis de uma maneira aleatória e efêmera.

Como vimos, as fêmeas de calitriquídeos expandiram seu potencial reprodutivo a partir do surgimento de duas adaptações, o nascimento de gêmeos e os estros pós-parto. O nascimento de gêmeos cuja criação é altamente custosa e inviável sem o cuidado cooperativo faz com que seja difícil imaginar o surgimento dessa característica sem que antes já houvesse ao menos a cooperação do macho adulto reprodutor. Controlar o número de filhotes em uma gestação envolveria controle sobre a ovulação ou um processo de reabsorção fetal elaborado (Rutherford *et al.* 2009). Pode-se dizer então que o controle do esforço reprodutivo seria realizado inicialmente por meio da realização ou não de cópulas durante o período de alta fertilidade que se sucede ao parto.

A comparação com os poliginândricos Cebidae nos leva a crer que o surgimento da monogamia em uma espécie ancestral foi um dos primeiros pontos na diversificação social dos Callitrichidae. Essa proposição vai de encontro à idéia de que aumento na taxa reprodutiva e monogamia são os primeiros passos no desenvolvimento do cuidado cooperativo nas diversas espécies de mamíferos onde essa característica evoluiu independentemente (Lukas & Clutton-Brock 2012). O cenário exposto acima aponta para uma sequência de eventos que se inicia com diversificação alimentar e o nanismo, características que definem a forma como esse ancestral explorava os recursos disponíveis e por fim a alocação de esforço reprodutivo. A partir da exploração de bolsões de alta produtividade cuja disponibilidade é imprevisível, foi favorecido um aumento no potencial reprodutivo a princípio atingido com o aumento do número de eventos reprodutivos em anos favoráveis. O maior número de juvenis e infantes no grupo, em um dado momento pode ter atrelado ao sucesso reprodutivo, a cooperação

alomaternal no cuidado da prole, propelindo o estabelecimento da monogamia no ancestral da família.

## **7. Cuidado cooperativo, gêmeos e flexibilidade nos sistemas de acasalamento**

Se a monogamia foi necessária para um primeiro aumento na taxa reprodutiva, a cooperação por outros indivíduos pode ter sido o fator que propiciou um aumento ainda maior na taxa reprodutiva por meio do nascimento de gêmeos. Nenhum casal foi observado a ter sucesso na criação de filhotes até idade adulta sem que ajudantes adultos estivessem presentes, o que leva a crer que o nascimento de gêmeos se desenvolveu de maneira concomitante ao cuidado cooperativo da prole (Goldizen 1990).

Seleção de parentesco e os benefícios diretos adquiridos pela experiência no cuidado de infantes podem de fato ter agido a favor da seleção do genótipo cooperativo na família (Haig 1999, Tardif *et al.* 1993). No entanto, é a flexibilidade nos sistemas de acasalamento que pode ter determinado o surgimento do cuidado cooperativo. Assim como o nascimento de gêmeos, a migração conjunta de machos aparentados, flexibilidade nos sistemas de acasalamento e o cuidado cooperativo por indivíduos adultos extra-par também são características que estariam presentes no ancestral comum da família. Embora os sistemas de acasalamento sejam de fato flexíveis, os desvios da monogamia parecem ocorrer apenas em ocasiões especiais e transitórias (Ferrari 2009). Uma dessas ocasiões pode ser a formação de novos grupos, quando o acasalamento é poliândrico, a paternidade potencialmente dividida e assim também o cuidado da prole (Goldizen *et al.* 1996).

A migração conjunta de machos permite que novos grupos iniciem sua história já com um contingente adequado para lidar com a criação de um grande número de filhotes (Baker *et al.* 2008, Diaz-Muñoz 2011). Durante o período inicial de

desenvolvimento de novos grupos, são comuns acasalamentos poliândricos e dessa maneira a confusão da paternidade garante que os filhotes não sofrerão agressividade e receberão o devido cuidado (Garber 1997, Diaz-Muñoz 2011). A migração conjunta de machos já no ancestral pode indicar que a poliândria facultativa pode ter sido a base sobre a qual a reprodução cooperativa se desenvolveu nos Callitrichidae. É possível pensar que a migração conjunta de machos aparentados e a poliândria facultativa possam ter antecedido até mesmo o surgimento do nascimento de gêmeos. Essa hipótese ganha força quando pensamos que nas espécies atuais os principais ajudantes no cuidado aos filhotes são justamente os machos (Tardif *et al.* 1993, Santos *et al.* 1997, Yamamoto *et al.* 2009).

Após o surgimento de gêmeos as populações ancestrais passaram a ter potencial de se reproduzir ainda mais rapidamente e atingir densidades ainda maiores. Porém, uma vez que a cooperação de adultos extra-par já era imprescindível para o sucesso reprodutivo, aumentaram as tensões relacionadas à monopolização da atividade reprodutiva no grupo. Nesse ponto devem ter havido pressões para que surgissem algumas das estratégias de monopolização por parte das fêmeas, como agressividade contra subordinadas. Por fim, a consequência disso é o viés reprodutivo a favor de poucos indivíduos na população, característica comum às espécies que exibem cuidado cooperativo (Emlem 1991, Clutton-Brock 2002, 2010, Snowdon & Ziegler 2007).

Uma das consequências do viés reprodutivo é o limitado número de oportunidades reprodutivas fora do grupo, que tem como consequência a permanência estendida de filhotes em idade adulta (Clutton-Brock 2010, Snowdon & Ziegler 2007). Faz sentido então pensar que o cuidado cooperativo da prole também passou a ser favorecido como forma de permitir aos subordinados estender sua permanência no grupo natal (Ferrari & Digby 1996, French *et al.* 2009). Plausível também é a hipótese

de que já nesse estágio da diversificação da família tenha surgido a supressão da atividade reprodutiva das subordinadas como um meio para essas permanecerem no grupo sem sofrer agressões ou perder filhotes devido ao infanticídio (Digby *et al.* 2007, Saltzman *et al.* 2009).

Dado a ausência de infanticídio e de supressão endócrina, *Leontopithecus* e *Callimico* enfrentaram menores pressões favorecendo estratégias de monopolização reprodutiva por fêmeas dominantes (Yamamoto *et al.* 2009). Coincidentemente esses dois Gêneros apresentam as menores densidades populacionais encontradas para os Callitrichidae (Digby & Saltzman 2009). É possível assumir então que para *Leontopithecus* e *Callimico* há um maior número de oportunidades reprodutivas para subordinadas fora do grupo (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Ferrari 2009, Digby & Saltzman 2007). Nesse caso o próprio interesse de fêmeas subordinadas em reproduzir no grupo natal diminuiria, assim como a necessidade por adaptações voltadas à monopolização. Nessas populações pode ser interessante permitir às subordinadas reproduzir em seu grupo natal quando as chances de dispersar ocasionalmente são reduzidas (Dietz *et al.* 1993, Dunbar 1995, Baker *et al.* 2008). Provavelmente haverá uma boa oportunidade para que as subordinadas encontrem um parceiro no próximo ano e assim, mesmo reproduzindo em uma ou duas ocasiões no grupo natal as subordinadas finalmente dispersariam, ocasionando riscos menores à posição das dominantes.

Em oposição a *Leontopithecus* e *Callimico*, fêmeas subordinadas de *Callithrix* podem não encontrar uma boa oportunidade de dispersar ao longo de toda vida. Sendo a dispersão pouco provável a reprodução no próprio grupo natal, seja incestuosa seja por meio de cópulas extra-grupo, passa a ser uma alternativa atraente para subordinadas, mas contrária ao controle da reprodução no grupo exercida por uma fêmea dominante (Digby 1999, Sousa *et al.* 2007, Yamamoto *et al.* 2009, Saltzman *et al.* 2009). É nesse

contexto de controle da reprodução pelas dominantes e potencial interesse em reprodução no grupo natal pelas subordinadas que o infanticídio pode ter sido fixado como uma estratégia de sucesso para dominantes da linhagem em questão (Digby & Saltzman 2009, Saltzman *et al.* 2008, 2009). Para *Saguinus* e *Callithrix* as oportunidades para a dispersão de subordinadas são menores e o controle pelas dominantes é historicamente maior, tendo em vista as adaptações relacionadas à monopolização encontradas para esses gêneros (Dietz 2004, Digby *et al.* 2007, Saltzman *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2010).

Fêmeas subordinadas avaliam e apresentam respostas endócrinas imediatas às pistas do estado reprodutivo da fêmea dominante (Puffer *et al.* 2004). A partilha da reprodução entre fêmeas dominantes e suas filhas subordinadas mais velhas também pode ocorrer dentro do grupo natal devido à senescência reprodutiva observada até o momento apenas para *Saguinus* e *Callithrix* e ausente para *Leontopithecus* (Tardif *et al.* 2008, French *et al.* 2009). Alta produtividade de filhotes, rápido aumento populacional e viés reprodutivo constituem uma cadeia de eventos que molda a família desde tempos anteriores a irradiação moderna. Podemos atrelar a essa cadeia de eventos as adaptações e estratégias reprodutivas observadas ainda hoje. Quando as maiores taxas reprodutivas são sustentadas por condições propícias, a estratégia da fêmea é de investir todos os óvulos possíveis no menor tempo possível (Rutherford & Tardif 2009, Tardif *et al.* 2013). Caso as fêmeas reprodutoras de uma população estejam adotando essa estratégia é esperado o aumento no viés reprodutivo e dos benefícios para subordinadas em permanecer no grupo. Tais benefícios às subordinadas são aumentados devido à própria estratégia reprodutiva da dominante, que em um dado momento levará à senescência e por fim a uma nova posição de reprodutora no grupo (French *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2007).

Outra consequência de estratégia de acelerar a reprodução ao máximo é que a presença de filhotes adicionais no grupo se tornaria ainda mais custosa devido ao conflito entre juvenis de diferentes idades e tensões relacionadas à monopolização da reprodução no grupo por uma única fêmea (Digby & Saltzman 2009). Já na espécie ancestral essa busca pela monopolização concomitante ao interesse de subordinadas em se manter no grupo poderia ter ocasionado a evolução inicial da supressão endócrina. Saltzman *et al.* (2009) já haviam apontado para a direção de que a evolução da supressão reprodutiva em fêmeas subordinadas teria evoluído como parte de uma estratégia de manutenção no grupo natal e redução dos custos sofridos por infanticídio. Contudo, o infanticídio parece ser uma característica derivada observada apenas para *Callithrix* e pode ter surgido devido justamente ao fato deste gênero ter alcançado o ápice da taxa reprodutiva na família.

Em oposição ao gênero *Callithrix*, a estratégia adotada por fêmeas de *Leontopithecus* é a de uma reprodução mais lenta e maior longevidade reprodutiva (Cap. 1). Como foi exposto acima e nos capítulos anteriores, essa estratégia é ligada à menores taxas de aumento populacionais, maiores oportunidades para migração de fêmeas subordinadas e reduzidas oportunidades de reprodução a longo prazo. Dessa forma, são reduzidos os benefícios de uma permanência estendida no grupo natal para as subordinadas, bem como são reduzidos os conflitos entre dominantes e subordinadas. Até mesmo durante a migração de fêmeas subordinadas o processo é comumente pacífico e se dá por meio de afastamento e evitação (Dietz *et al.* 1993, Baker *et al.* 2008). Nesse gênero a supressão teria desaparecido e uma vez que não há tantos indivíduos imaturos no grupo a todo momento, a reprodução poligínica pode ser benéfica em um maior número de ocasiões, especialmente com a ocorrência de cópulas extra-grupo.



Podemos concluir então que poliginia e poliandria aparecem em diferentes estágios da história dos grupos e das populações de calitriquídeos devido ao efeito diferenciado da demografia sobre as decisões entre monopolizar e conceder para machos e para fêmeas dominantes. O balanço dos custos e benefícios acerca da partilha da reprodução para machos e fêmeas é determinado pela necessidade de ajuda, ganhos com a permanência de filhotes mais velhos e adaptações de dominantes e subordinados permissivas à monopolização sem agressividade. Aparentemente as adaptações de cada Gênero relacionadas a partilha das oportunidades reprodutivas se desenvolveram de acordo com as densidades populacionais mantidas ao longo de seu desenvolvimento evolutivo. Nesse caso, o Gênero *Callithrix* atinge maiores densidades populacionais e a consequência disso é o favorecimento das estratégias de controle, como é evidenciado pelo infanticídio. Por outro lado, em Gêneros que se desenvolveram em populações menos densas, por exemplo *Leontopithecus*, as estratégias de concessão podem ser mais apropriadas. Contudo, a maioria das estratégias possíveis já seria desenvolvida previamente a irradiação moderna sendo que até hoje as condições vigentes podem ocasionar concessões pacíficas em *Callithrix* (Ziegler & Sousa 2002) e supressão reprodutiva em *Leontopithecus* (French *et al.* 2003).

## **8. Síntese da história social dos Callitrichidae**

Partindo da análise das características dos calitriquídeos modernos, suas semelhanças, discrepâncias e surgimento no tempo evolutivo, chegamos enfim a uma versão da história desses animais desde seu surgimento até a irradiação atual (Fig. 4). Talvez essa história tenha começado com o nanismo filético e uma diversificação de hábitos desde o surgimento do ancestral Callitrichidae a partir de um ancestral comum aos Cebídeos atuais. A referida diversificação de hábitos é relativa ao maior consumo de

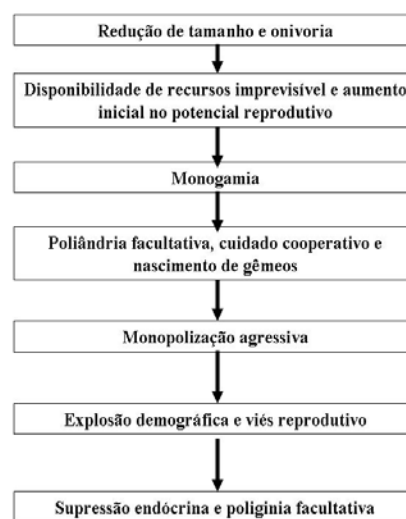
artrópodos pelos calitriquídeos, que requer uma maneira diferente de se explorar a paisagem. Em meio ao crescimento das florestas tropicais no Mioceno (Rosenberger 2009), ambientes com maior produtividade de artrópodos apareceriam em meio a matriz primária de uma maneira imprevisível, tal qual ocorre nos ambientes amazônicos ocupados por *Saguinus* atualmente. As características reprodutivas e sociais do calitriquídeo ancestral podem então ter sido possibilitadas pelos picos imprevisíveis da disponibilidade de certos recursos importantes para produção de filhotes.

A oferta imprevisível de grandes aportes de recurso energético propiciada pelo surgimento de bolsões de alta produtividade pode ter conduzido à evolução inicial da alta-taxa reprodutiva, primeiramente por meio de estro pós-parto. O estro pós-parto seria uma opção disponível para as fêmeas quando as condições foram favoráveis, mas ocasionaram o aumento dos custos com a criação de filhotes. Nesse estágio a monogamia pode ter passado a ser vantajosa, impulsionando ainda mais o aumento da taxa reprodutiva. A poliândria facultativa pode ter sido benéfica também já nesse estágio, uma vez que o número de machos dispostos a ajudar no cuidado da prole ainda hoje se encontra relacionado à fertilidade de fêmeas em vida livre. A dispersão em duplas de machos adultos e cooperação desses na formação inicial dos grupos das espécies atuais indica que essa pode ter sido a base da reprodução cooperativa na família. A importância da manutenção de relacionamentos tolerantes entre os machos e a luta pela monopolização da reprodução podem ter conduzido a evolução da hipertrofia testicular em dominantes também de uma maneira anterior à irradiação que deu origem aos gêneros modernos.

A cooperação entre machos pode ter sido o ponto de partida para a expansão ainda maior do potencial reprodutivo das fêmeas de calitriquídeos através do nascimento de gêmeos. A necessidade por ajudantes e a importância de se explorar ao

máximo os recursos de disponibilidade efêmera sem que haja disputa com conspecíficos conduziu a estratégias de monopolização por animais dominantes e elevou o viés reprodutivo das populações. O aumento da taxa reprodutiva também conduz ao aumento das densidades populacionais e a formação de limitadas oportunidades de dispersão do grupo natal e assim surgem poliginia e supressão endócrina.

Ao examinar a distribuição das características sociais e reprodutivas na filogenia dos calitriquídeos atuais, podemos chegar a conclusão de que o altíssimo potencial reprodutivo, cooperação no cuidado a prole e os mecanismos de monopolização, assim como a partilha da reprodução surgiram anteriormente a diversificação dos gêneros atuais. As flutuações populacionais decorrentes das variações de disponibilidade de ambientes produtivos moldaram a linhagem desde o início. Por conta disso, há uma grande flexibilidade social e adaptações que já desde o ancestral permitiam a esses animais manterem relacionamentos cooperativos, tolerância e uma alta taxa reprodutiva. O desafio desde tempos ancestrais foi tomar decisões entre alternativas antagônicas cujos custos e benefícios variam constantemente de acordo com as condições demográficas da população em questão.



**Figura 1-4** Cadeia de eventos potencialmente relativos ao surgimento das características sociais e reprodutivas do ancestral comum dos gêneros atuais da família Callitrichidae

A diversificação de características reprodutivas e sociais que seguiu a irradiação estaria também atrelada às tendências ecológicas da história de cada gênero. Se separarmos a família de acordo com a taxa reprodutiva, supressão de subordinadas, monopolização por dominantes, densidade e dinâmica populacional teremos em um extremo *Leontopithecus* e *Callimico* e em outro extremo *Callithrix*. Se *Saguinus* é melhor representante da condição ancestral, podemos atribuir ao ancestral características ecológicas intermediárias e a partir daí desenvolver o raciocínio que se segue (Fig. 5).

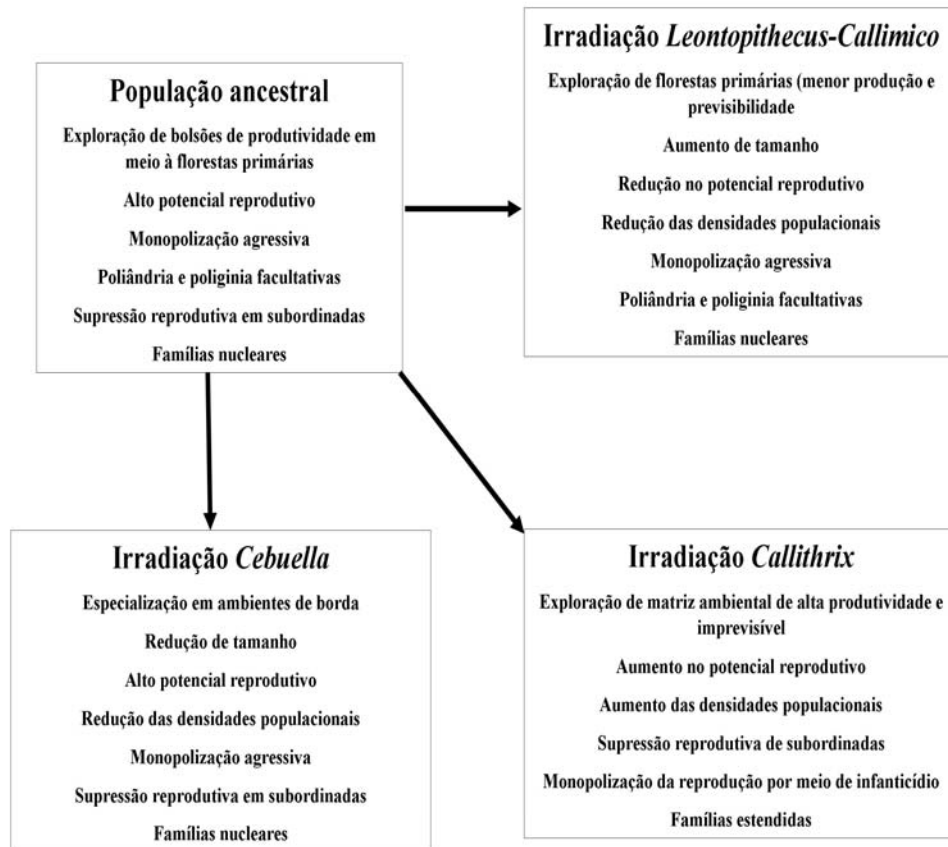
A partir de um ancestral cooperativo com alta taxa reprodutiva que era dependente de bolsões de alta produtividade se diversificaram animais que voltaram a se especializar na exploração dos recursos contidos nas florestas primárias. Esse processo teria ocorrido com os ancestrais de *Leontopithecus* e *Callimico*. Como consequência dessa mudança ecológica houve uma diminuição na taxa reprodutiva para esses gêneros, atingindo seu extremo com a perda do nascimento de gêmeos por *Callimico*. O retorno a condições de menor densidade e exploração de ambientes mais previsíveis e com menor produtividade também ocasionou diferenças nos conflitos existentes nessas sociedades, na necessidade por cuidado cooperativo e nas decisões acerca de monopolização e partilha e, na permanência e dispersão. O resultado final da alteração na base da cadeia de eventos é: recurso – reprodução – densidade - viés reprodutivo é a perda de características como a supressão endócrina para esses gêneros e o surgimento de características como o atraso na realização de cuidados alomaternalis.

A especialização dentária permissiva a exploração constante de gomas surgiu no ancestral comum do clado constituído por *Cebuella*, *Mico* e *Callithrix*. Essa adaptação propiciou certa estabilidade na oferta de recursos para fêmeas do ancestral desses três gêneros. Em seu processo de diversificação a partir desse ancestral o gênero *Cebuella*

foi ainda mais longe na diminuição corporal e dado à gominivoria, passou a viver em áreas bastante reduzidas. Pode-se dizer que a partir da diversificação do ancestral, a história de *Cebuella* se desenvolveu juntamente com a especialização para viver apenas nos bolsões de produtividade, ou seja, dentro de manchas de ambientes de borda dentro da matriz florestal primária. Ao terem se tornado especialistas na exploração de goma nessas manchas, *Cebuella* não aumentou ainda mais sua taxa reprodutiva devido à oferta constante de recurso. Além disso, as densidades populacionais de *Cebuella* reduziram em contraste a de seus ancestrais devido à especialização na utilização de um ambiente específico. Como menores densidades populacionais estão relacionadas a maiores oportunidades de migração para filhotes adultos, *Cebuella* não desenvolveu as características familiares estendidas observadas para *Callithrix* e nem comportamentos como o infanticídio.

Já a história de *Callithrix* se desenrolou fora da Amazônia e de maneira recente, coincidindo com a expansão de paisagens áridas na América do Sul nos últimos 3,5 milhões de anos (Silva-Pereira *in prep*). O ancestral do gênero em questão já era capaz de explorar um recurso com disponibilidade constante, o que conduziria a redução na taxa reprodutiva. Contudo, a ocupação de uma matriz ambiental mais produtiva e mais imprevisível, provavelmente favoreceu o aumento na taxa reprodutiva. O resultado é que reproduzir duas vezes ao ano e ter proles numerosas é mais comum nesse gênero que no restante dos Callitrichidae. Pode-se dizer que a estabilidade na oferta de recursos propiciada pela gominivoria permitiu que as fêmeas desse gênero sustentassem constantemente maiores taxas reprodutivas. Os picos de produtividade dos ambientes ocupados por esses animais seriam explorados com um aumento adicional na taxa reprodutiva.

Ao reproduzir ainda mais rapidamente a história do Gênero *Callitrix* se desenvolveu sob episódios de crescimento demográfico acelerado sem precedentes. Populações mais densas e fêmeas com reprodução acelerada significam pronunciado viés reprodutivo e diminuição de oportunidades para subordinadas. O maior interesse de subordinadas em permanecer e reproduzir no grupo natal pode ter impulsionado o estabelecimento de novos comportamentos relacionados à monopolização reprodutiva, o caso do infanticídio e a novas possibilidades de organização social, no caso as famílias estendidas.



**Figura 1-5** . Principais contrastes existente em cada um dos episódios de irradiação adaptativa que resultaram na diversificação dos gêneros modernos a partir de uma espécie de Callitrichidae ancestral.

## Capítulo 2 : Análise comparada da história de vida reprodutiva das fêmeas cativas de Callitrichidae

### 1. Introdução

Um traço marcante dos Callitrichidae diz respeito o seu potencial reprodutivo. Devido a estros pós-parto e nascimento de gêmeos a cada gestação (exceto no gênero *Callimico*), estes pequenos primatas (< 700g) de hábitos arborícolas atingiram a mais alta taxa de reprodução dentre todos os primatas (Tardif, 1993). Sugeriu-se então que a redução da massa corporal ocasionaria uma maior pressão de predação, que foi

compensada com uma elevação na natalidade (Goldizen 1990). Embora um amplo espectro de animais tenha sido registrado predando calitriquídeos, essa hipótese carece de suporte (Tardif *et al.* 2013).

Existe uma explicação alternativa, porém não excludente, sobre o processo de evolução da alta taxa reprodutiva da família. Em vida livre as fêmeas de *Callitrichidae* podem dar a luz de zero a quatro filhotes a por ano (Bales *et al.* 2001). A condição maternal é uma das variáveis de maior influência no número de nascimentos (Bales *et al.* 2000), ovulações (Jacchish & Tardif 1997) e duração dos intervalos entre os partos (French *et al.* 2009, Tardif *et al.* 2013). Sugeriu-se que o potencial reprodutivo foi moldado de maneira a possibilitar que sua reprodução fosse rápida frente a uma disponibilidade de recursos suficiente (Bales *et al.* 2001). Essa hipótese faz sentido quando levamos em conta a idéia de que a irradiação inicial da Família ocorreu em ambientes inconstantes e imprevisíveis (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989).

Rylands (1996) dividiu os gêneros de acordo com os habitats ocupados e chegou a conclusão que as características ecológicas observadas em populações modernas de *Leontopithecus* são potencialmente derivadas de um processo evolutivo ocorrido em um ambiente primário e constante. Os gêneros *Saguinus* e *Callithrix* possivelmente desenvolveram suas características atuais em resposta aos desafios impostos por ambientes secundários ou de borda (Rylands 1996).

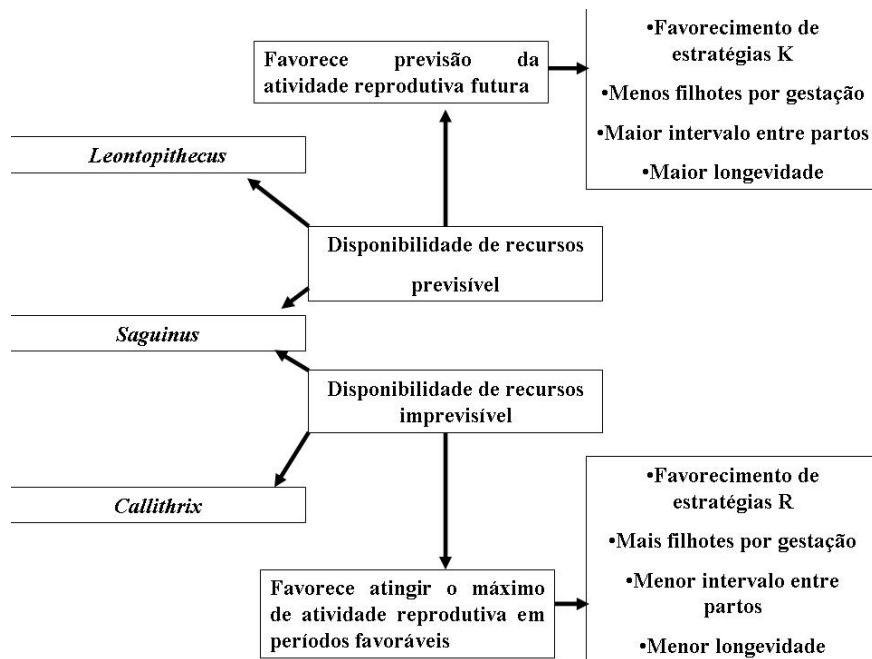
Comparativamente, aptidão de fêmeas de *Leontopithecus* depende de uma maior disponibilidade de recursos energéticos (Dietz *et al.* 1994, Bales *et al.* 2001). A história do gênero em um ambiente onde a produção de frutos se dá em ciclos ao longo do ano deixou marcas sobre a sua biologia reprodutiva. Em vida livre *Leontopithecus* comumente se reproduzem uma única vez por ano (French *et al.* 2008) e foi



demonstrado que a forte sazonalidade na atividade reprodutiva acompanha o regime de chuvas mesmo em animais cativos (French *et al.* 1996).

Em oposição a este cenário estão algumas espécies de *Callithrix* que vivem em maiores densidades e têm adaptações que permitem obter carboidratos a partir da perfuração e extração de exudatos (ou gomas) de árvores (Ferrari & Lopes Ferrari 1989, Ferrari & Digby 1996, Rylands 1993, 1996, Digby & Saltzman 2007). As adaptações à gominivoria proporcionam aos *Callithrix* uma fonte estável de recursos energéticos. Contudo a ingestão de recursos sazonais como artrópodes também está fortemente atrelada à atividade reprodutiva em fêmeas do gênero *Callithrix* (Tardif *et al.* 2013). *Callithrix* comumente se reproduzem duas vezes ao ano dado à oferta constante de goma, contudo o número de filhotes pode ser ainda maior quando artrópodes estão a disposição (Ah-King & Tullberg 2000, French *et al.* 2009).

O estudo da história de vida de primatas em campo é muito difícil. Apesar de dificuldades como acessibilidade, pouca visibilidade dos animais e condições de trabalho muitas vezes extenuantes, a longevidade desses animais torna raros os dados acerca da história de vida (French *et al.* 2008). Além do mais, fazer comparações entre populações e espécies é ainda mais desafiador devido ao número infinito de variáveis independentes que podem afetar estratégias individuais. Já em cativeiro é criada uma condição quase-experimental que elimina boa parte das variáveis aleatórias que dificilmente seriam mensuradas, permitindo assim a comparação das histórias de vida de táxons próximos (Anderson *et al.* 2011). O objetivo desse estudo foi comparar os traços da história de vida reprodutiva das fêmeas dos Gêneros *Saguinus*, *Callithrix* and *Leontopithecus* abrigadas no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ).



**Figura 2 1 Modelo conceitual integrando previsões ecológicas as previsões relacionadas a diversificação das estratégias dos Callitrichidae**

A teoria ecológica que prediz o investimento em reprodução atesta que espécies que habitam ambientes mais estáveis distribuem o nascimento de seus filhotes ao longo de um maior período (Strier 2006, Anderson *et al.* 2011). Pode-se inferir com base nessa linha de raciocínio quais foram as estratégias reprodutivas adotadas por cada gênero como resposta às pressões enfrentadas ao longo de sua história (Tardif & Ross 2009). As estratégias reprodutivas das fêmeas consistem basicamente de decisões relacionadas ao tamanho da ninhada, intervalo entre partos (IEP) e como elas resolvem o potencial trade-off entre reproduzir rápido por períodos curtos da vida e reproduzir mais devagar com uma maior longevidade (Tardiff *et al.* 2013). Aqui, utilizamos dados sobre tamanho de ninhada, IEP, contribuição reprodutiva e longevidade reprodutiva para três Gêneros de callitriquídeos abrigados na mesma colônia para responder à questão: Como as fêmeas de diferentes gêneros da família Callitrichidae alocam seu esforço reprodutivo quando submetidas as mesmas condições ambientais? Nós também

apresentamos e comparamos outros aspectos relevantes da biologia reprodutiva desses animais como sobrevivência dos infantes, razão sexual no nascimento, idade na primeira reprodução e fatores que afetam a taxa reprodutiva de cada um dos gêneros. Esperamos com nossos resultados discutir a hipótese de que pressões do ambiente onde ocorreu a diversificação de cada gênero definiram as suas estratégias reprodutivas. A predição a ser suportada nesse caso é a de que mesmo vivendo sob as mesmas condições *Saguinus* e *Callithrix* teriam uma história de vida reprodutiva mais acelerada com relação a *Leontopithecus*.

## 2. Métodos

No CPRJ são mantidos registros detalhados sobre a reprodução das fêmeas e sobrevivência dos filhotes desde o ano de 1977. Nós extraímos desses registros um sumário reprodutivo com base em dados sobre o tamanho da ninhada, intervalos entre partos consecutivos (IEP), sobrevivência de filhotes à primeira semana e ao primeiro ano de vida, longevidade reprodutiva das fêmeas, idade na primeira reprodução e contribuição total ao longo da vida (em número de filhotes). Nós também analisamos dados sobre o tempo que as fêmeas demoram para se reproduzir pela primeira vez após a formação de um novo casal com um macho da colônia e a constância na atividade reprodutiva, representando a proporção do número de anos no qual a fêmea se reproduziu em relação ao número de anos nos quais esteve acompanhada de um macho apto.

Sumarizamos a história reprodutiva de 54 fêmeas de *Callithrix* (26 *C. geoffroy*, 11 *C. khulli*, 3 *C. jacchus*, 1 *C. penicillata* e 4 *C. aurita*), 55 *Leontopithecus* (26 *L. chrysopygus* e 29 *L. chrysomelas*) e 16 *Saguinus* (9 *S. bicollor*, 3 *S. niger*, 2 *S. mystax* e

2 *S. midas*). Foram retiradas da amostra fêmeas com histórico conturbado (agressividade, canibalismo, infanticídio), com longos períodos vivendo em isolamento ou em tratamento médico entre um episódio reprodutivo e outro.

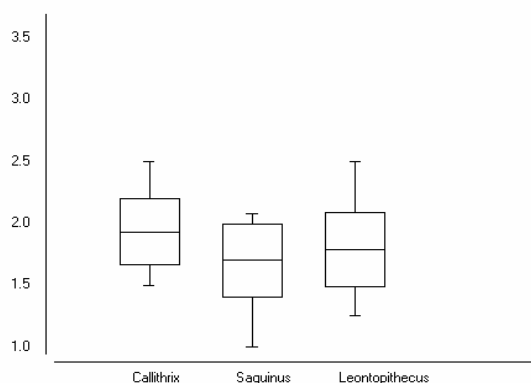
Nossa amostragem incluiu tanto animais cativos quanto animais nascidos em vida livre, no entanto as medidas de longevidade e idade na primeira reprodução não levaram em conta os animais silvestres. As demais variáveis analisadas não apresentaram diferenças significativas entre animais cativos e silvestres e então as comparações entre os gêneros lançaram mão de todo o conjunto de dados.

A comparação dos sumários reprodutivos obtidos para as fêmeas de cada Gênero foi feita através da aplicação do teste de Kruskal-Wallis e utilização do teste post-hoc de Student-Newman-Keul. Lançamos mão do teste de Mann-Whitney U para comparar dentro de cada gênero os parâmetros observados para fêmeas cativas e para fêmeas silvestres. De maneira a controlar os efeitos do tamanho corporal sobre a reprodução, procedemos comparações utilizando a logaritmização da base de dados. Uma vez que os resultados obtidos foram idênticos, descartamos o tamanho como uma variável influente. O nível de significância  $\alpha=0.05$  foi adotado e o resultado de todos os testes é bi-caudal.

### 3.Resultados

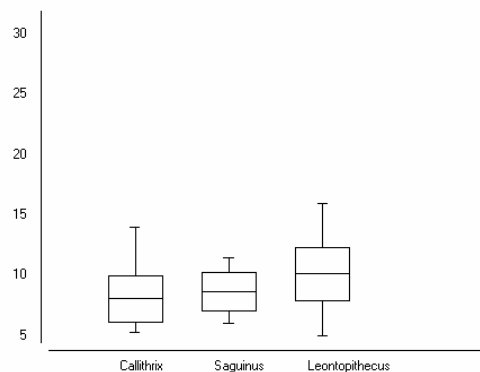
Diferenças significativas foram encontradas entre os Gêneros para três dos quatro traços da história reprodutiva analisados. As fêmeas de *Callithrix* deram a luz a ninhadas maiores durante sua vida reprodutiva quando comparadas à fêmeas de *Saguinus* ( $H=9.26$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.02$ ) e *Leontopithecus* ( $p=0.01$ ) (Fig.1). As fêmeas de *Callithrix* também apresentaram Intervalos entre partos (IEP's) mais curtos do que as fêmeas de *Leontopithecus* ( $H=24.36$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.0001$ ), mas não do que as de *Saguinus*

( $p=0.26$ ), as quais também tiveram IEP's mais curtos do que as fêmeas de *Leontopithecus* ( $p=0.03$ ) (Fig. 2).

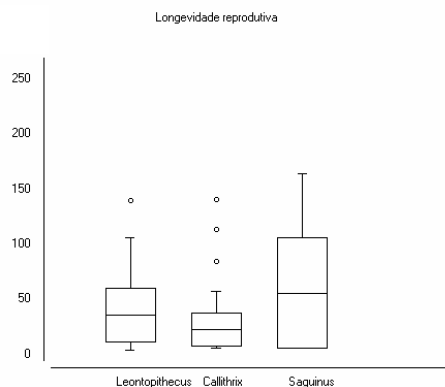


**Figura 2-2** Tamanho médio da prole para cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ

A comparação da longevidade reprodutiva apontou uma tendência para diferenciação entre os gêneros, porém sem significância estatística ( $H=6.67$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.052$ ). Uma vez que houve um número muito pequeno de fêmeas de *Saguinus* nascidas em cativeiro que puderam ser contabilizadas na amostragem desta análise, procedeu-se uma nova análise não paramétrica comparando *Leontopithecus* e *Callithrix*. A comparação entre *Leontopithecus* e *Callithrix* demonstrou que os primeiros têm uma maior longevidade reprodutiva ( $Z(U)=2.3$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.021$ ) (Fig. 3).

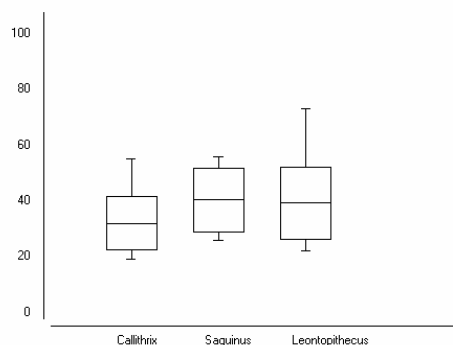


**Figura 2-1**Intervalo médio entre partos (em meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ

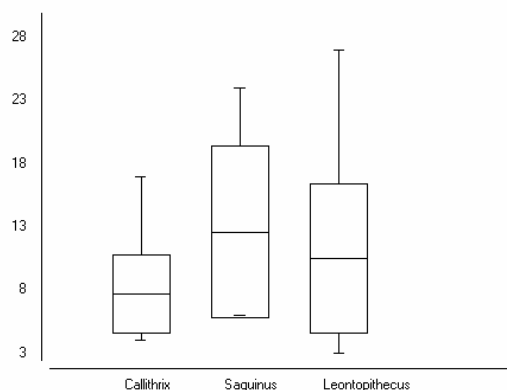


**Figura 2-2**Longevidade reprodutiva média (em meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ

Embora a idade durante a primeira reprodução dependa diretamente das decisões e possibilidades quanto ao manejo da colônia, encontramos uma diferença entre *Callithrix* e *Leontopithecus* nesse sentido sendo que as fêmeas dos primeiros tendem a se reproduzir antes ( $H=7.17$ , d.f.=2,  $p=0.0115$ ) (Fig. 4). Além disso, fêmeas de *Callithrix* se reproduzem mais rapidamente do que fêmeas de *Saguinus* ( $H=8.32$ , d.f.=2,  $p=0.016$ ) e *Leontopithecus* ( $p=0.03$ ) após a formação de um novo casal (Fig. 5).



**Figura 2-3 Média de idade no primeiro evento reprodutivo (meses) para fêmeas de cada um dos Gêneros alojados na colônia do CPRJ**



**Figura 2-4 Tempo médio decorrido para reprodução após a formação do casal (em meses) para cada um dos gêneros alojados na colônia do CPRJ**

Embora diferenças significativas tenham sido detectadas em três dos eixos componentes de uma estratégia reprodutiva, a contribuição final das fêmeas em número de filhotes não diferiu entre os gêneros ( $H=1.1$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.58$ ), assim como a sobrevivência de infantes à primeira semana ( $H=1.59$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.45$ ) e primeiro ano de vida ( $H=3.47$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.18$ ). Os Gêneros também não apresentaram diferenças na constância com a qual se reproduzem ao longo de suas vidas ( $H=1.8$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.91$ ). Em

todos os casos houve a tendência das fêmeas se reproduzirem na maioria dos anos nos quais estiveram em contato com um parceiro reprodutivo (Tab. II).

**Tabela 2-I Média e desvio padrão de cada variável descritiva da história de vida reprodutiva das fêmeas cativas dos Gêneros *Callithrix*, *Saguinus* e *Leontopithecus* abrigadas na colônia do CPRJ.**

	<i>Callithrix</i>	<i>Saguinus</i>	<i>Leontopithecus</i>
	(n=55)	(n=16)	(n=56)
Tamanho da prole	1.9±0.3	1.7±0.3	1.8±0.3
Intervalo entre partos	8.1±1.9	8.7±1.6	10.1±2.2
Sobrevivência 7 dias	0.81±0.2	0.75±0.3	0.74±0.3
Sobrevivência 365 dias	0.69±0.3	0.55±0.3	0.62±0.3
Constância (anos com reprodução/longevidade reprodutiva total)	0.8±0.2	0.8±0.2	0.8±0.2
Tempo para reprodução após a formação do casal	7.7±3.1	12.6±6.8	10.5±5.9
Idade na primeira reprodução (meses)	32±9.4	40.4±11.4	40.4±14.6
Longevidade	64±27	83.9±58.1	86.3±36.3
Número de filhotes na vida reprodutiva	9.5±6.6	12.2±9.7	8.4±5.2

#### 4. Discussão

Nossos resultados demonstram que mesmo sob as mesmas condições ambientais existem diferenças na alocação do esforço reprodutivo entre os gêneros de Callitrichidae. Isso indica que pressões seletivas definiram as estratégias de alocação de esforço



reprodutivo nas espécies atuais. A disponibilidade de recursos nutricionais foi por diversas vezes demonstrada como determinante da variabilidade entre fêmeas quanto à sua taxa reprodutiva e contribuição final (Jaquish & Tardif 1997, Bales *et al.* 2001, Tardif *et al.* 2003, Tardif *et al.* 2013). A sazonalidade reprodutiva é outra marca presente tanto em condições de vida livre quanto em condições de cativeiro (French *et al.*, 1996; De Vleeschouwer *et al.*, 2003). Somados aos nossos resultados esses fatos indicam que o estabelecimento das estratégias reprodutivas se deu em resposta a oferta de recursos durante o processo evolutivo que deu resultado aos gêneros atuais. O fato de que a maior porção de nossos dados para *Callithrix* são relacionados a um gênero que ocorre atualmente na Mata Atlântica confere suporte adicional a idéia de que a definição das estratégias observadas atualmente se deu em tempos ancestrais.

Houve suporte à predição de que *Callithrix* apresentaria uma taxa reprodutiva comparativamente alta. A reprodução das fêmeas do gênero foi caracterizada pelas maiores ninhadas e pelos menores intervalos entre partos com relação aos demais gêneros abordados. Se a oferta de alimento teve de fato um papel na determinação da estratégia reprodutiva de *Callithrix*, pode-se dizer que as vantagens de ter mais filhotes podem estar relacionadas à imprevisibilidade de se obter recursos sazonais, em especial artrópodos (Ferrari 1988, Rylands 1996, Tardif *et al.* 2013). Seguindo essa linha de raciocínio, se essa espécie ancestral passa a ter a possibilidade de incluir exudatos como um elemento estável na dieta o resultado final é a maior capacidade de procriação dentre todos os primatas antropóides modernos (Snowdon & Ziegler 2007, (Ah-King & Tullberg 2000)

Quando comparadas às fêmeas de *Leontopithecus*, fêmeas de *Callithrix* se reproduziram mais prontamente quando apresentadas a um novo macho. Um resultado similar foi encontrado em uma comparação entre *Callithrix* e *Callimico* (Mattle *et al.*

2008). Nesse caso os autores propuseram que há uma maior avaliação e seleção do parceiro por parte das fêmeas de *Callimico*. Este período de avaliação seria possibilitado pela menor disputa por vagas reprodutivas em populações com densidade menor, como é o caso para *Callimico* (Mattle *et al.* 2008). Assim como *Callimico*, *Leontopithecus* também vivem em densidades menores do que *Callithrix* e dessa forma nossos resultados dão suporte à idéia de que a avaliação mais cuidadosa por parte da fêmea seja vantajosa para calitriquídeos que vivem em menores densidades.

Mesmo se reproduzindo mais rapidamente, número final de filhotes deixados por fêmeas *Callithrix* não foi maior que o de *Saguinus* e *Leontopithecus*. Uma vez que esse resultado não é fruto de uma maior mortalidade dos filhotes de *Callithrix*, essa tendência pode ser relacionada à menor longevidade das fêmeas adultas de *Callithrix* ocupando o posto de reprodutoras. Os contrastes expostos acima apontam para um já esperado trade-off histórico entre longevidade e taxa reprodutiva. Enquanto não há evidência de senescência para *Leontopithecus* silvestres (Bales *et al.* 2001) redução em fecundidade e possível senescência já foram registrados para *Callithrix* tanto em cativeiro quanto em vida livre (Tardif *et al.* 2008). Há novamente nesse caso indícios de que as estratégias disponíveis a cada gênero foram definidas de acordo com as pressões que aturam sobre populações ancestrais.

*Saguinus* é apontado como sendo o primeiro Gênero a se diversificar a partir de um ancestral comum ao restante dos outros calitriquídeos (Ortiz *et al.* 2009). Então podemos assumir que, a despeito de algumas apomorfias, os *Saguinus* seriam os animais que teriam características mais similares à esse ancestral (para maiores detalhes acerca desse pressuposto ver Garber 1993). Podemos argumentar as populações que deram origem aos *Callithrix* otimizaram e adaptaram suas estratégias à ambientes secundários e imprevisíveis, com um incremento posterior a sua capacidade reprodutiva

devido à estabilidade propiciada gominivoria. Já as populações que deram origem aos *Leontopithecus* adaptaram suas estratégias a partir das formas ancestrais de maneira a explorar florestas primárias. Tendo como base nossos resultados e a literatura vigente, há motivos para se acreditar que o potencial reprodutivo é um traço que sofreu pressões seletivas diversificadas de acordo com o ambiente durante a irradiação dos gêneros de calitriquídeos atuais (Tardif *et al.* 2013).

A distribuição do investimento na reprodução de acordo com as condições de retorno energético possibilitou a evolução de formas de calitriquídeos capazes de colonizar diversos biomas. Como consequência pode-se esperar que as diferentes estratégias reprodutivas influenciem diretamente a distribuição das oportunidades de cruzamento, a demografia, a organização social e por fim a estrutura social. Sendo assim, a alocação do esforço reprodutivo e os processos que o determinam podem ser seguramente cogitados como uma das causas históricas das diferenças nas sociedades de *Leontopithecus*, *Callithrix* e *Saguinus*.

## **Capítulo 3 : Fatores determinantes da sobrevivência da prole em uma colônia cativa de Callitrichidae**

### **1. Introdução**

Mensurar e comparar a aptidão individual com base no sucesso reprodutivo é o meio pelo qual são realizadas inferências sobre os processos evolutivos que resultaram nas adaptações comportamentais e sociais disponíveis atualmente (Strier 2006). Primeiramente lança-se mão de alguma medida que indique o sucesso reprodutivo, como número de filhotes ou a sobrevivência deles. Em seguida, se compara a variação individual observada com a variação em algum traço fenotípico que teria emergido de um processo seletivo.

Embora o procedimento descrito acima faça bastante sentido, mensurar aptidão por meio da reprodução representa um grande desafio por envolver um grande período de observação para um grande número de indivíduos. Tal problema ganha uma maior dimensão quando o foco são animais longevos, como é o caso dos mamíferos e em especial dos primatas (Silk, 2007).

Estudos de caso demonstram que a reprodução de uma fêmea de mamífero está relacionada às características individuais como idade, condição, experiência maternal e longevidade. Já no caso das espécies gregárias, não seria possível dissociar a aptidão individual das características do ambiente social no qual o indivíduo está vivendo (Strier 2006). Ao alterar os parâmetros de organização social de um grupo, são alteradas também as condições de conflito e cooperação (Majolo et al. 2008). Da mesma forma que se relaciona o sucesso reprodutivo às características de cada indivíduo, pode-se analisar como a organização social se relaciona à aptidão. Os resultados dessa análise constituem a base para o entendimento da evolução da estrutura social (padrões

quantitativos revelados pelos relacionamentos entre indivíduos *sensu* Whitehead 2009) dos grupos.

Um bom modelo para o estudo de como o ambiente social afeta o sucesso reprodutivo por meio da cooperação está nas espécies que exibem um sistema de reprodução cooperativo (Bales *et al.* 2000, Clutton-Brock 2002). Nessas espécies a atividade reprodutiva é comumente restrita a um único casal. Mesmo assim, todos os outros indivíduos adultos assistem no cuidado da prole, afetando diretamente sua aptidão (Emlen 1991).

Dentre os primatas, o único grupo que exibe um sistema de reprodução cooperativa são os Callitrichidae, uma sub-família de macacos de pequeno porte (até 700 g) da Região Neotropical. Ns grupos de calitriquídeos, ajudantes que não estão a se reproduzir carregam e transferem alimentos aos filhotes com frequências similares ou superiores àquelas executadas pelos próprios pais (Garber, 1997, Santos *et al.* 1997, Bales *et al.* 2000, Mills *et al.* 2004). A história de vida dos animais dessa família é marcada pelo rápido desenvolvimento da prole, pelo nascimento de gêmeos a cada gestação e pela possibilidade da fêmea entrar em estro logo após o nascimento dos filhotes (Tardif 1993, Digby 2006, Tardiff *et al.* 2008).

A irradiação adaptativa da família ocorreu juntamente à ocupação de diferentes biomas com condições contrastantes que vão do super-úmido amazônico ao semi-árido da caatinga (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Rylands 1993, 1996, Digby 2006). A história da diversificação dos gêneros de calitriquídeos revela uma série de possíveis adaptações relacionadas à manutenção das características reprodutivas exibida por esses animais em habitats dinâmicos e condições diversas. Algumas dessas adaptações são bastante evidentes, como os dentes incisivos permissivos a gômnivoria encontrados

apenas em *Cebulella*, *Mico* e *Callithrix*, o que propiciam uma oferta constante de recursos e permitem aumentos na taxa reprodutiva (French *et al.* 2009).

Mais sutis são as diferenças nos padrões da biologia reprodutiva e consequentemente os processos desencadeadores de sua diversificação. Particularmente ilustrativa é a comparação da acelerada história reprodutiva das fêmeas de *Callithrix* em um extremo com ausência de nascimento de gêmeos no gênero *Callimico*. Por fim, também podem ser visualizadas adaptações nas estratégias sociais de reprodutores e ajudantes quanto às decisões entre migrar ou permanecer no grupo natal ou entre conflito e tolerância (Dunbar 1995).

A comparação entre histórias de vida e padrões comportamentais para gêneros com uma relação de parentesco bem definidas ainda é uma das ferramentas mais utilizadas pela ecologia comportamental para buscar os processos ocorridos na diversificação desses padrões (Strier 2006). O objetivo desse capítulo foi entender qual conjunto de fatores define a probabilidade de sobrevivência dos filhotes de *Callithrix*, *Saguinus* e *Leontopithecus* mantidos na mesma colônia ao primeiro ano de vida. As fêmeas desses três gêneros comumente produzem gêmeos a cada gestação e podem se reproduzir até duas vezes por ano (Tardiff *et al.* 2003, French *et al.* 2008). No entanto, são muitas as diferenças morfológicas, demográficas e reprodutivas entre os três gêneros (para uma revisão ver os dois primeiros capítulos dessa tese). Os gêneros aqui analisados compartilham características como o cuidado cooperativo da prole, mas diferem em relação às suas estratégias reprodutivas e sociais. Diferenças na fecundidade e no compartilhamento das oportunidades reprodutivas são aparentes na diversificação da família. Espera-se que dado às essas diferenças seja visível um padrão de sobrevivência intrínseco a cada gênero.

## 2. Métodos

Desde o estabelecimento da colônia em 1977, o histórico reprodutivo e demográfico relacionado a cada indivíduo foi registrado em fichas individuais. A partir desses registros, foram obtidas as variáveis dependentes usadas para estimar parâmetros relacionados à sobrevivência dos filhotes. O padrão reprodutivo dos animais do gênero *Leontopithecus* nessa colônia é descrito como sazonal com duas estações reprodutivas, uma ao redor de março e outra por volta de outubro (French et al. 1996). Cada fêmea pode reproduzir em uma ou ambas as estações reprodutivas (French et al. 1996).

A sobrevivência dos filhotes foi descrita pelo evento de sobrevivência ou morte ao período de 365 dias. Esse período foi selecionado por marcar a maturidade das gônadas e adoção dos comportamentos de ajuda no cuidado à prole (Tardif et al. 2008).

Foi selecionado um conjunto de variáveis explanatórias descritivas para a organização social do grupo, a idade e experiência dos reprodutores e a experiência do ajudante mais antigo. Os valores amostrados são referentes aos registrados para o momento de cada nascimento, sendo que variáveis que indicam a saída de indivíduos do grupo a cada um dos períodos analisados também foram incorporadas por descreverem alterações no ambiente social ao longo do desenvolvimento do filhote. A sobrevivência neonatal dos infantes também foi comparada entre os três gêneros. Porém, compreende-se que um conjunto diferente de variáveis explanatórias seria necessário para a criação dos modelos informativos nesse período. O conjunto de variáveis independentes está listado na tabelas I.

Nossa amostragem abrangeu os nascimentos que ocorreram desde a fundação da colônia até o presente, para *Leontopithecus chrysompygus* (33 fêmeas cativas, 2 fêmeas silvestres 208 nascimentos), *Leontopithecus chrysomelas* (26 fêmeas cativas, 9 fêmeas silvestres 184 nascimentos), *Saguinus bicolor* (10 fêmeas cativas, 7 fêmeas silvestres,

144 nascimentos), *Saguinus mystax* (3 fêmeas cativas, 1 fêmea silvestre, 9 nascimentos), *Saguinus niger* (2 fêmeas cativas, 2 fêmeas silvestres, 12 nascimentos) e *Callithrix geoffroy* (17 fêmeas silvestres, 22 fêmeas cativas e 274 nascimentos). Para que fosse possível incluir a experiência alopaparental nas análises, foram comparados modelos de sobrevivência apenas dos filhotes de mães cativas dos três gêneros.

A sobrevivência dos filhotes foi analisada através de modelos de risco proporcional de Cox (Therneau 2011). Para este fim, foi utilizado o ambiente R e o pacote SURVIVAL (Therneau & Lumley, 2009). Nesse tipo de modelo linear simples é criado um parâmetro que representa a probabilidade básica de sobrevivência a um período pré-determinado. O modelo compreende também os vetores das co-variáveis com o efeito de aumentar ou diminuir a probabilidade de morte para aquele período. É possível calcular o tamanho do efeito de cada co-variável sobre a probabilidade de sobrevivência. Nesse caso, o valor basal é 1, onde não há efeito nenhum sobre a sobrevivência no período. Valores maiores que 1 indicam de maneira proporcional que a variável influencia negativamente a sobrevivência e o contrário vale para valores menores que 1.

**Tabela 3-I Descrição do conjunto de variáveis explanatórias utilizadas para compor os modelos de sobrevivência.**

Variáveis explanatórias para os modelos de sobrevivência a 365 dias		Descrição
Ma (quantitativa)		Número de machos adultos
Fa (quantitativa)		Número de fêmeas adultas
Im (quantitativa)		Número de indivíduos imaturos (<10meses)
Rs (categórica)		Razão sexual socionômica (Proporção entre o número de fêmeas e o número de



	machos adultos)
Eaf (quantitativa)	Experiência da mãe no cuidado alopaparental das crias de outros indivíduos
Ecf (quantitativa)	Experiência da mãe no cuidado de sua própria prole
Eam (quantitativa)	Experiência alopaparental do macho mais antigo do grupo
Emc (quantitativa)	Experiência do macho mais antigo do grupo no cuidado de suas possíveis proles
Eaj (quantitativa)	Experiência alopaparental do filhote mais antigo do grupo
Nf (categórica)	Número de filhotes naquele parto
Dm (categórica)	Registros de doenças ou perecimento da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes

**Tabela 3-II Descrição do conjunto de variáveis explanatórias utilizadas para compor os modelos de sobrevivência neo-natal.**

Variáveis explanatórias para sobrevivência neo-natal	Descrição
Mp (categórica)	Morte da mãe durante o parto
Pa (categórica)	Paridade da mãe
If (quantitativa)	Idade da mãe
Nf (categórica)	Número de filhotes naquele parto
En(categórica)	Endogamia
Int (quantitativa)	Intervalo entre o parto em questão e o

A partir de um modelo inicial contendo todas as variáveis explanatórias, procedeu-se a seleção dos melhores modelos a partir do processo de eliminação de variáveis que não alteravam ou diminuía o valor do critério de informação escolhido (AIC) quando excluídas de um modelo com todas outras variáveis (backward stepwise model selection). Depois disso, era realizada a comparação dos modelos de acordo com o peso (model averaging). Nos resultados apresentamos todos os modelos dentro de uma variação  $\Delta AIC > 4$ , porém focamos a discussão e as comparações no melhor modelo apontado para cada gênero (Burhan & Anderson 2011).

### 3. Resultados

#### 3.1 *Quais fatores influenciam a sobrevivência neonatal?*

A probabilidade de sobrevivência ao primeiro dia de vida, bem como a probabilidade de morte no parto, foi explicada satisfatoriamente pela morte da mãe durante o parto, idade da fêmea, endogâmia, número de partos prévios da mãe e número de filhotes nascidos no mesmo parto. A morte da mãe durante o parto (Mp) foi o fator preponderante sobre a mortalidade neo-natal nos três gêneros aqui analisados (Tab. III e IV). O nascimento de trigêmeos (Nf3) foi apontado como um fator negativo para a sobrevivência em *Callithrix* (Tab. IV).

A idade da fêmea (If) esteve presente nos melhores modelos para *Leontopithecus* e *Saguinus* e ausente dos modelos encontrados para *Callithrix* (Tab. III). Contudo, apesar de estar presente nos modelos de menor AIC para *Leontopithecus* e *Saguinus*, o efeito da idade da fêmea sobre a sobrevivência dos filhotes de ambos os gêneros foi

praticamente neutro. Por outro lado, a paridade foi um fator apontado como relevante e de efeito positivo sobre a sobrevivência neo-natal de *Callithrix* (Tab. III).

**Tabela 3-III Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos (Delta<4) para explicar a sobrevivência neonatal de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ.**

<i>Leontopithecus</i>				
	Loglik	AIC	Delta aic	Peso
Mp+If	223.47	450.97	0	0.39
Mp+If+Pa	222.75	451.59	0.61	0.29
Mp+If+nf+Pa	221.03	452.25	1.28	0.21
Mp+If+nf+Pa+En	220.89	454.13	3.08	0.08
<i>Callithrix</i>				
Mp+nf+Pa	65.15	138.59	0	0.62
Mp+nf+Pa+En	64.96	140.37	1.77	0.26
Mp+nf+Pa+En+ibi	64.89	142.41	3.82	0.09
<i>Saguinus</i>				
En+If	74.30	154.74	0	0.52
En+If+ibi	74.05	156.33	1.59	0.23
En+If+ibi+Pa	73.32	156.98	2.24	0.17

**Tabela 3-IV Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência neonatal de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ.**

<i>Leontopithecus</i>			
Variável	P	Efeito	CI 95%
Mp	0.0005	11.13	2.87-43.16
If	0.16	0.99	0.97-1.01
Pa	0.27	0.613	0.26- 1.47
No2	0.76	0.84	0.28- 2.53
No3	0.38	1.84	0.48-7.06
En	0.73	0.70	0.09-5.32
<i>Callithrix</i>			
Variável	P	Efeito	CI 95%
Mp	4.4e-6	108.37	14.67-800.42
En	0.52	1.57	0.39- 6.34
Pa	0.012	0.10	0.018-0.61
No2	0.08	5.942	0.79 - 44.8
No3	0.04	11.49	1.06-124.32
Ibi	0.73	0.98	0.85 - 1.12
<i>Saguinus</i>			
Variável	P	Efeito	CI 95%
If	0.04	9.83 e-1	9.69e-01 -9.99e-01
En	2e-16	1.07e-8	2.478e-09- 4.62e-08

Ibi	0.49	1.02	9.663e-01 - 1
Pa	0.28	3.98e-1	7.44e-2 – 2.13 e 00

### 3.2 Como a organização social influencia a sobrevivência dos filhotes em cativeiro?

As variáveis utilizadas para descrever a estrutura social de cada grupo familiar no momento do nascimento da prole foram: número de machos adultos (Ma), número de fêmeas adultas (Fa), razão sexual de animais em idade reprodutiva (Rs) e número de indivíduos imaturos (Im). Os modelos encontrados para explicar os fatores envolvidos na probabilidade de sobrevivência dos filhotes de pais cativos ao primeiro ano de vida apontam para diferentes parâmetros da organização social influenciando o sucesso reprodutivo dos três gêneros estudados (Tab. V a IX).

O número de machos adultos (Ma) no grupo não parece ter nenhum efeito na sobrevivência dos filhotes de *Leontopithecus* e *Callithrix*. Em *Saguinus*, número de machos na amostragem contendo casais silvestres constou no modelo de sobrevivência selecionado, porém essa variável esteve associada a um amplo intervalo de confiança (Tab. VI a IX).

**Tabela 3-V Efeitos de cada variável explanatória sobre a sobrevivência dos filhotes de fêmeas cativas dos três gêneros de calitriquídeos alojados na colônia do CPRJ ao primeiro ano de vida . Os sinais remetem ao efeito negativo ou positivo das variáveis sobre a sobrevivência dos filhotes. O número 0 faz referência a variáveis que não constaram nos melhores modelos**

Variável	<i>Saguinus</i>	<i>Callithrix</i>	<i>Leontopithecus</i>
explanatória–			
gênero			
Ma	0	0	0
Fa	0	-	0
Im	0	-	+
Nf2	0	_*	0

Nf3	0	_*	0
Eaj	+	0	-
Emc	0	0	0
Efc	0	+	0
Ema	0	0	0
Efa	0	0	0
Df	-	0	-
RS E	0	0	-

Ma = Número de machos adultos, Fa = número de fêmeas adultas, Im = Número de imaturos (<10meses), Rs E = Razão sexual equilibrada, Eaf = Experiência alomaternal prévia da mãe, Ecf = Experiência da mãe no cuidado de proles anteriores, Eam = Experiência alomaternal do macho mais antigo do grupo, Emc = Experiência do possível pai no cuidado de suas proles anteriores, Eaj = Experiência aloparental do filhote mais antigo do grupo, Nf = Número de filhotes naquele parto, Dm = Registros de doenças ou perecimento da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes.

Tabela 3-VI Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos (Delta<4) para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ ao primeiros 365 dias de vida.

<i>Leontopithecus</i>	Loglik	AIC	Delta	Peso
Eaj+Df+Im+Nf+Rs	598.02	1208.70	0	0.45
Eaj+Efc+Df+Im+Nf+Rs	597.60	1209.53	0.84	0.30
Eaj+Efc+Df+Im+Nf+Rs+Ma	597.15	1210.74	2.04	0.16
Eaj+Efc+Df+Im+Nf+Rs+Ma+Emc	597.07	1212.68	3.98	0.06
<i>Callithrix</i>				
Efc+Fa +Im+Nf	316.49	643.23	0	0.40
Efc+Fa+Df+Im+Nf	315.77	643.89	0.66	0.29
Efc+Fa+Df+Im+Nf+Ma	315.16	646.42	3.20	0.18
Eaj+Efc+Fa+Df+Im+Nf+Ma	314.91	646.43	3.20	0.08
<i>Saguinus</i>				
Eaj +Df	276.58	557.23	0	0.32
Eaj+Efc+Df	275.83	557.80	0.56	0.24
Eaj+Efc+Df+Rs	2724.93	558.09	0.86	0.21
Eaj+Efc+Df+Rs +Emc	274.31	558.97	1.74	0.14
Eaj+Efc+Df+Rs +Emc+Im	274.05	560.60	3.37	0.06

Ma = Número de machos adultos, Fa = número de fêmeas adultas, Im = Número de imaturos (<10meses), Rs = Razão sexual, Eaf = Experiência alomaternal prévia da mãe, Ecf = Experiência da mãe no cuidado de proles anteriores, Eam = Experiência alomaternal do macho mais antigo do grupo, Emc = Experiência do possível pai no cuidado de suas proles anteriores, Eaj = Experiência aloparental do filhote mais antigo do grupo, Nf = Número de filhotes naquele parto, Dm = Registros de doenças ou perecimento da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes.

**Tabela 3-VII Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ aos primeiros 365 dias de vida.**

<i>Leontopithecus</i>				
Variável	P		Efeito	IC 95%
Eaj	0.04		1.36	1 -1.82
Emc	0.73		1.19	0.88-1.58
Efc	0.35		1.18	0.79- 1.75
Ma		0.38	0.37	0.08-1.53
Df	0.05		1.87	1-3.5
Nf2	0.02		0.56	0.34-0.91
Nf3	0.86		1.01	0.38-3.1
Rs (equilibrada)		0.006	2.13	1.24- 3.66
Im	0.11		0.7	0.45-1.09
<i>Callithrix</i>				
Variável	P		Efeito	IC 95%
Efc		0.13	0.73	0.48-1.10
Fa	0.02		2.79	1.16-6.71
Df	0.18		1.7	0.78-3.71
Im	0.01		2.24	1.21-4.16
Nf2	0.55		1.57	0.36-6.87
Nf3	0.17		3.05	0.62-14.97
<i>Saguinus</i>				
Variável	P		Efeito	IC 95%
Eaj	0.06		0.6	0.35-1.02
Efc	0.25		0.81	0.57-1.16
Df	9.8 <sup>-5</sup>		5.31	2.29-12.29
Rs	0.22		0.62	0.29-1.33
Emc		0.30	1.23	0.83-1.82
Im	0.57		1.2	0.64-2.22

Ma = Número de machos adultos, Fa = número de fêmeas adultas, Im = Número de imaturos (<10meses), Rs = Razão sexual, Eaf = Experiência alomaternal prévia da mãe, Ecf = Experiência da mãe no cuidado de proles anteriores, Eam = Experiência alomaternal do macho mais antigo do grupo, Emc = Experiência do possível pai no cuidado de suas proles anteriores, Eaj = Experiência aloparental do filhote mais antigo do grupo, Nf = Número de filhotes naquele parto, Dm = Registros de doenças ou perecimento da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes.

**Tabela 3-VIII Modelos de riscos proporcionais de Cox mais parcimoniosos (Delta<4) para explicar a sobrevivência de filhotes de fêmeas de calitriquídeos alojadas na colônia do CPRJ aos primeiros 365 dias de vida dos filhotes de pais cativos.**

<i>Leontopithecus</i>	Loglik	AIC	Delta	Peso
Eaj+Efc+Efa+Df+Im+Rs	393.16	798.69	0	0.52
Eaj+Efc+Efa+Df+Im+Rs+ Emc	392.70	799.91	1.22	0.28
Eaj+Efc+Efa+Df+Im+Rs+Ma+Emc	392.43	801.49	2.8	0.13
<i>Callithrix</i>				
Emc+Efc +Ema +Fa+Im	114.92	240.35	0	0.38

Emc+Efc +Ema +Fa+Df+Im	114.07	240.85	0.51	0.30
Emc+Efc+Efa+Ema+Fa+Df+Im	113.54	242.04	1.70	0.16
Emc+Efc+Efa+Ema+Fa+Df+Im+Ma	112.87	242.98	2.64	0.10
<i>Saguinus</i>				
Eaj+Efc+Efa+Df+Ma +Emc+Im	115.30	243.67	0	0.65
Eaj+Efc+Efa+Df+Ma+Nf+Emc+Im	113.94	245.75	2.08	0.23

Ma = Número de machos adultos, Fa = número de fêmeas adultas, Im = Número de imaturos (<10meses), Rs = Razão sexual, Eaf = Experiência alomaternal prévia da mãe, Ecf = Experiência da mãe no cuidado de proles anteriores, Eam = Experiência alomaternal do macho mais antigo do grupo, Emc = Experiência do possível pai no cuidado de suas proles anteriores, Eaj = Experiência aloparental do filhote mais antigo do grupo, Nf = Número de filhotes naquele parto, Dm = Registros de doenças ou periciminto da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes.

**Tabela 3-IX Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar a sobrevivência de filhotes de pais cativos de calitriquídeos alojados na colônia do CPRJ aos primeiros 365.**

Leontopithecus			
Variável	P	Efeito	IC 95%
Eaj	0.06	1.39	0.99-1.95
Efc	0.17	1.26	0.90-1.76
Efa	0.14	0.8	0.6-1.08
Df	0.02	2.53	1.19-5.39
Im	0.05	0.55	0.30-1
Rs	0.002	2.88	1.47-5.64
Emc	0.33	1.17	0.86-1.59
Callithrix			
Variável	P	Efeito	IC 95%
Emc	0.02	2.04	0.48-1.10
Efc	0.003	0.38	1.16-6.71
Ema	0.02	0.11	0.02-0.44
Fa	0.05	3.94	1.02-15.21
Df	0.05	2.88	1.02-8.16
Im	0.1	2.04	0.85-4.87
Saguinus			
Variável	P	Efeito	IC 95%
Eaj	0.014	0.44	0.22-0.84
Efc	0.0001	0.36	0.21-0.61
Efa	0.29	1.53	0.69-3.37
Df	0.008	6.05	1.58-23;02
Ma	0.13	5.03	0.62-40.82
Emc	0.0008	1.95	1.32-2.87
Im	0.13	2.1	0.8-5.52

Ma = Número de machos adultos, Fa = número de fêmeas adultas, Im = Número de imaturos (<10meses), Rs = Razão sexual, Eaf = Experiência alomaternal prévia da mãe, Ecf = Experiência da mãe no cuidado de proles anteriores, Eam = Experiência alomaternal do macho mais antigo do grupo, Emc = Experiência do possível pai no cuidado de suas proles anteriores, Eaj = Experiência aloparental do filhote mais antigo do grupo, Nf = Número de filhotes naquele parto, Dm = Registros de doenças ou periciminto da mãe nos primeiros 90 dias de vida dos filhotes.

Já o número de fêmeas adultas (Fa) apresentou o efeito negativo sobre os filhotes de *Callithrix* (Tab. VI a IX). A adição dos casais silvestres à amostragem revela o mesmo resultado para *Callithrix* e aponta para um efeito negativo do número de fêmeas (Fa) (Tab. VI a IX).

A razão-sexual (Rs) de cada grupo parece não ter afetado a sobrevivência de filhotes de *Callithrix* e *Saguinus* (Tab. VI a IX), mas uma razão sexual equilibrada diminui a chance de sobrevivência dos filhotes de *Leontopithecus* em seu primeiro ano de vida (Tab. VI a IX). Esses resultados foram os mesmos independentemente da amostra conter ou não casais silvestres.

O número de imaturos (Im) apontou novamente pra diferenças na biologia reprodutiva dos gêneros de calitriquídeos aqui examinados. Enquanto um efeito negativo à sobrevivência é observado para *Saguinus* e *Callithrix* a sobrevivência dos *Leontopithecus* é afetada de maneira oposta pela variável em questão (Tab. VI a IX).

### 3.3 Experiência aloparental ou experiência maternal?

A influência da experiência materna no cuidado parental e no cuidado alo parental diverge consideravelmente entre os gêneros estudados. A experiência alo parental prévia (Eaf) das fêmeas cativas que se tornam mães influenciou positivamente a sobrevivência dos filhotes de *Leontopithecus* e não constou entre as variáveis do melhor modelo para *Callithrix* (Tab. VI a IX). Apesar de constar dentre os modelos de sobrevivência para *Saguinus* o efeito da experiência alo parental das mães (Eaf) apresentou uma ampla variação (Tab. VI a IX), o que confere um grau de incerteza a esse resultado.

Já no que se refere à experiência parental materna (Efc) os resultados foram opostos. Para *Callithrix* e *Saguinus* a experiência como mãe (Efc) tem um efeito



positivo sobre a sobrevivência da prole atual enquanto que uma influência oposta é observada para fêmeas de *Leontopithecus* (Tab. II). Quando filhotes de fêmeas silvestres são incluídos na amostra a influência positiva permanece constando nos modelos de sobrevivência de *Callithrix* e *Saguinus*, mas essa variável não consta nos modelos para *Leontopithecus* (Tab. Tab. VI a IX).

### 3.4 Experiência dos ajudantes e sobrevivência dos filhotes

Deve-se lembrar nesse ponto que os resultados desse estudo são incertos quanto a determinação da paternidade, o que constitui uma limitação séria no caso da Família em questão. Portanto, quando se faz menção aqui aos possíveis pais a informação contida é apenas a de que aquele é o macho adulto que está pareado e reproduzindo com a fêmea em questão há mais tempo.

Tendo isso posto, a seleção de modelos de sobrevivência revelou um marcante efeito negativo da experiência no cuidado dos possíveis pais (Emc) sobre a sobrevivência de filhotes dos três gêneros analisados (Tab. Tab. VI a IX). A experiência dos possíveis pais com o cuidado alo parental (Eam) constou apenas no modelo que descreve a sobrevivência de *Callithrix* (Tab. VI a IX).

O papel da experiência do primeiro animal do grupo a nascer após o estabelecimento de um casal reprodutor ativo (Eaj) consta nos melhores modelos para sobrevivência de *Leontopithecus* e *Saguinus* (Tab. VI a IX). No caso dos *Leontopithecus* o efeito dessa variável sobre a sobrevivência foi negativo e para sobrevivência de *Saguinus* a mesma variável apresentou um efeito oposto (Tab. Tab. VI a IX).

### 3.5 Tamanho da prole, condição maternal e sobrevivência ao primeiro ano de vida

O parasitismo ou doença da mãe (Dm) foi um fator atrelado ao decréscimo da probabilidade de sobrevivência. Essa variável foi apontada como relevante nos melhores modelos de *Leontopithecus* e *Saguinus*.

O número de filhotes na ninhada (Nf) compôs os melhores modelos para a amostra contendo fêmeas silvestres de *Leontopithecus* e *Callithrix*. A sobrevivência em ninhadas de trigêmeos é menos provável do que a sobrevivência em ninhadas com menos crias (Tab. VI a IX).

## **4. Discussão**

### *4.1 Condição maternal e sobrevivência dos filhotes*

A marcada relação entre a ocorrência de doenças na mãe durante o cuidado parental e o aumento da probabilidade de morte dos filhotes observada para dois gêneros da colônia do CPRJ reforça mais uma vez a existência de uma forte relação entre condições maternas e sucesso reprodutivo. A condição da fêmea durante a gravidez é apontada como um dos fatores preponderantes na determinação do sucesso reprodutivo dos calitriquídeos. Fêmeas mais pesadas de *Saguinus*, *Callithrix* e *Leontopithecus* apresentam uma maior taxa reprodutiva (Bales *et al.* 2001, Fite *et al.* 2005), maior sobrevivência neonatal (Bales *et al.* 2002) e maiores investimentos em cuidados (Bales *et al.* 2001) resultando em maiores ganhos de peso da prole no primeiro ano de vida (Tardif *et al.* 2001).

### *4.2 Relações entre adultos extra-par, cuidado cooperativo, conflito e sobrevivência*

O número de machos adultos não esteve associado à sobrevivência nos três gêneros analisados na colônia do CPRJ. Condições de cativeiro reduzem drasticamente os custos de criação da prole, logo é comum que nas populações de cativeiro ajudantes não sejam mais necessários ao sucesso reprodutivo dos reprodutores (Roethe *et al.* 1993,

Bales *et al.* 2000, ver Bardi *et al.* 2001 para um resultado contrário). Contudo, assim como em outras colônias cativas os machos foram observados participando ativamente no cuidado a prole (Bales *et al.* 2000). Nossos resultados reforçam a idéia de que o cuidado alomaternal não é motivado por uma real necessidade do momento. O que parece ocorrer é que o interesse nos filhotes foi fixado ao longo da história evolutiva de maneira tal que a presença do infante em si gera o estímulo para que o cuidado aloparental ocorra independentemente dos benefícios que possa gerar (Bales *et al.* 2000).

O número de fêmeas adultas do grupo constou no modelo escolhido para explicar a probabilidade de sobrevivência de *Callithrix*. Comumente fêmeas adultas subordinadas de *Callithrix* não apresentam atividade reprodutiva devido à inibição endócrina de seus ciclos ovarianos (Saltzman *et al.* 2007). Contudo, a ativação de ciclos ovarianos em fêmeas subordinadas ocorre durante a vigência de certos ambientes sociais e pode culminar até mesmo no infanticídio da prole das fêmeas subordinadas (Saltzman *et al.* 1996, 2009, Digby *et al.* 2007, Yamamoto *et al.* 2008). Assim, a relação negativa entre número de fêmeas adultas e sobrevivência dos filhotes aqui observada pode estar relacionada ao incremento das pressões de conflito ocasionadas pela disputa da monopolização da atividade reprodutiva no grupo.

Ao contrário de *Saguinus* e *Callithrix*, fêmeas subordinadas de *Leontopithecus* não apresentam inibição hormonal dos ciclos ovarianos e a poliginia parece ser uma ocorrência mais comum com relação aos outros dois gêneros (Digby *et al.* 2007, Yamamoto *et al.* 2007). Além disso, o infanticídio recorrentemente reportado para *Callithrix* não parece ser um fator de mortalidade dos filhotes de *Leontopithecus*, sugerindo que os conflitos entre fêmeas podem menos intensos em *Leontopithecus* (Digby *et al.* 2007) e talvez por conta disso estes não afetem a sobrevivência dos filhotes.

Adicionalmente, há duas características na reprodução e no cuidado únicas das fêmeas de *Leontopithecus* que podem anular o efeito negativo do conflito entre fêmeas. Primeiramente, as fêmeas de *Leontopithecus* não entregam seus infantes aos cuidados de outros indivíduos na primeiras semanas de desenvolvimento (Santos *et al.* 1997, French *et al.* 2008). Dessa forma, fêmeas subordinadas não têm como se utilizar dos filhotes para se proteger da agressividade das dominantes justamente durante período de maior fragilidade dos infantes (ver Sanchez *et al.* 2002). Ao contrário dos outros dois gêneros as fêmeas de *Leontopithecus* sincronizam seus ciclos ovarianos (Garber 1993). No caso de um período de receptividade pós-parto da dominante a fêmea subordinada estaria receptiva concomitantemente. Esse possivelmente seria o período de maior conflito entre as fêmeas (Anzenberger & Faulkes 2012). Graças resistência inicial das fêmeas de *Leontopithecus* em ceder os seus filhotes, a opção de utilizar os filhotes para reduzir a agressividade não está disponível à subordinadas nos períodos nos quais essa estratégia seria mais útil. Talvez por conta disso, o número de fêmeas não prejudica a sobrevivência dos filhotes de *Leontopithecus*.

A diferença separa *Callithrix* e *Saguinus* de um lado e *Leontopithecus* do outro no que se refere à inibição hormonal das fêmeas e pode explicar também o porquê de uma razão sexual equilibrada ter um efeito negativo sobre a sobrevivência dos filhotes apenas de *Leontopithecus*. Uma vez que fêmeas adultas subordinadas de *Leontopithecus* além do casal apresentam uma ciclicidade ovariana normal, pode-se assumir que a formação de casais extra par seja mais provável em *Leontopithecus* do que nas espécies dos outros dois gêneros. Tal fato pode reduzir a sobrevivência dos filhotes de duas maneiras. A primeira devido à extensão dos conflitos de monopolização além da mera monopolização do acesso a um único parceiro reprodutivo. A formação de outros casais leva ao nascimento de mais filhotes no grupo e há indícios de que isso prejudica a

atividade reprodutiva da fêmea dominante e a sobrevivência dos filhotes (Dietz & Baker 1993, Dietz 2004, Yamamoto *et al.* 2007, 2009).

#### 4.3 Relações entre disputa pela reprodução e benefícios da experiência no cuidado à prole

Nosso estudo apontou para diferenças entre os gêneros analisados no papel da experiência alo maternal prévia na sobrevivência da prole das fêmeas reprodutoras da colônia do CPRJ. Apenas a sobrevivência da prole de *Leontopithecus* é favorecida quando as mães tiveram uma maior experiência como ajudantes. Já a experiência adquirida nos cuidados com a própria prole favoreceu a sobrevivência de filhotes de *Saguinus* e *Callithrix* enquanto teve efeito oposto sobre a sobrevivência de filhotes de *Leontopithecus*.

O contexto demográfico reforça a idéia de que há maiores ganhos com a experiência alo maternal para fêmeas de *Leontopithecus*. Já no caso dos *Callithrix*, onde é favorecida a estratégia de migrar assim que possível (Ferrari 2009, Yamamoto *et al.* 2009), é mais válido adquirir experiência com seus próprios filhotes. Tanto para as fêmeas subordinadas de *Saguinus* quanto de *Callithrix* as histórias de vida reprodutiva são mais aceleradas e as restrições à atividade reprodutiva são maiores e mais drásticas quando comparadas às fêmeas de *Leontopithecus* (Digby & Saltzman 2007, French *et al.* 2008, 2009). Para *Callithrix* conflito entre dominantes e subordinadas durante os períodos de cuidado aos infantes é por vezes intenso (Yamamoto *et al.* 2009, Tardif *et al.* 2013). Nesse caso, fêmeas dominantes repelem agressivamente as tentativas de fêmeas subordinadas de se aproximarem ou de carregarem os filhotes (Ferrari 2009). Nesse cenário, já se pode apontar um fator que dificulta a obtenção de ganhos reais com cuidados alo maternais por parte das fêmeas de *Callithrix*.

Quanto às oportunidades reprodutivas fora do grupo, densidades maiores permitiriam uma avaliação mais pronta e constante por parte das fêmeas de *Callithrix* e *Saguinus* em oposição a uma avaliação mais imprecisa e demorada de posições reprodutivas disponíveis por parte dos *Leontopithecus*. Por outro lado, a disputa pelas de vagas é maior rápido nas populações de *Callithrix* em contraste com as populações de *Leontopithecus* (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Rylands 1996, Snowdon & Ziegler 2007, Sousa *et al* 2007, French *et al* 2009).

No caso da experiência adquirida pelas fêmeas no cuidado de suas próprias crias, houve uma tendência oposta à observada com relação à experiência alo maternal. Nesse caso, a sobrevivência de *Saguinus* e *Callithrix* é mais provável quando considerada a experiência maternal, o oposto do que é observado entre os *Leontopithecus*. É sabido que enquanto fêmeas de *Saguinus* e *Callithrix* passam por um processo de senescência reprodutiva o mesmo não ocorre para fêmeas de *Leontopithecus* (Tardif *et al.* 2008). Somando-se isso aos nossos resultados, pode-se hipotetizar que haja uma queda na qualidade do cuidado maternal de *Leontopithecus* com o avanço da idade e que o mesmo não ocorreria com os outros dois gêneros devido ao encerramento da atividade reprodutiva antes que essa queda de rendimento seja perceptível.

#### 4.4 Experiência dos ajudantes e sobrevivência

Nossos resultados apontam para um efeito negativo do aumento da experiência do possível pai sobre a sobrevivência dos infantes. Estudos com *Callithrix* demonstraram que o aumento no cuidado parental masculino é pautado pelos níveis de testosterona nesses machos, sendo que machos mais experientes exibem menores concentrações desse hormônio (Nunes *et al.* 2000, French *et al.* 2008). Por outro lado, há resultados que evidenciam uma relação negativa entre tempo de cuidado paterno e o

ganho de peso infantes (French *et al.* 2008b). Essa relação negativa aponta para a mesma direção que os resultados aqui apresentados.

A presença de um maior número de machos adultos é uma das conseqüências do aumento do tamanho do grupo. O manejo das colônias de calitriquídeos ocorre por meio da formação de famílias com o aumento do grupo ao longo do tempo devido à novos nascimentos, com saída de indivíduos apenas ocasional. Faz sentido então pensar que a experiência do primeiro macho do grupo seja correlacionada a um maior número de machos em idade adulta por representar o desenvolvimento do grupo como um todo. Machos experientes reconhecidamente investem mais tempo no cuidado dos infantes e podem então induzir as fêmeas a uma maior receptividade sexual pós-parto (Fite *et al.* 2005). Contudo, o aumento do cuidado por parte de um macho experiente ocorre durante o período de guarda da fêmea caso haja um estro pós-parto. Logo, é possível que apesar do cuidado ser mais frequente, uma vez que é de interesse do macho estimular a ovulação da fêmea, talvez ele também seja um cuidado mais negligente por muitas vezes ocorrer concomitante à guarda da parceira. Nesse caso, o resultado final é o efeito negativo da experiência do macho mais velho sobre a sobrevivência dos filhotes.

Há algumas predições implícitas nas hipóteses lançadas acima a serem abordadas nos estudos comportamentais. Primeiramente, está a de que o cuidado parental por machos durante o pós-parto ocorreria em um período de grande concentração de interações antagônicas e filhotes que estivessem nessa condição estariam mais expostos às condições adversas. Em segundo lugar, espera-se mudanças bastante drásticas na concentração de testosterona dos machos que estão em contato com infantes durante o estro pós-parto, pois a condição de menor concentração passa rapidamente a uma condição de maior concentração do hormônio.

Nas fêmeas, a inibição endócrina dos ciclos ovarianos reduz a agressividade devido à guarda de parceiro sexual por parte das fêmeas dominantes (Saltzman *et al.* 1996). *Leontopithecus* foi o único gênero a apresentar uma menor chance de sobrevivência para fêmeas experientes, tal qual observa-se para machos dos três gêneros. Fêmeas de *Leontopithecus* subordinadas em seus grupos natais não exibem inibição hormonal de seus ciclos reprodutivos e comumente tentam se reproduzir a partir de uma certa idade (Baker *et al.* 2002). Para esses animais a monopolização da atividade reprodutiva do grupo se dá através da agressão sobre as fêmeas subordinadas (Kleiman 1978, Dietz 2004, Ferrari 2009), fato que pode reforçar a idéia de que a monopolização da atividade reprodutiva tanto por machos quanto por fêmeas pode de fato incorrer em custos para a sobrevivência dos filhotes.

Nossos resultados demonstram que ter um indivíduo adulto experiente no grupo pode ocasionar efeitos adversos em *Saguinus* e *Leontopithecus*. Novamente, o efeito negativo de uma variável sobre a sobrevivência, possivelmente estaria ligado ao aumento das tensões geradas pelo conflito que cerca a monopolização da atividade reprodutiva..

Ter ajudantes experientes também significa ter ajudantes mais velhos. No caso das populações de cativeiro, as limitadas oportunidades de dispersão criam um cenário que estimula tentativas de reprodução por animais subordinados que vivem há mais tempo no grupo (De Vleeschouwer *et al.* 2003, Yamamoto *et al.* 2009). Aqui só podemos nos limitar a hipótese de que a ausência de inibição hormonal e uma menor tendência à poliândria (ver Baker *et al.* 2008) ocasionariam maiores conflitos entre dominantes e subordinados mais velhos em *Leontopithecus*. A comparação de padrões de agressividade e perfis endocrinológicos de animais desses três gêneros criados sob as mesmas condições podem ser reveladoras nesse sentido.



## 5. Conclusão

O esforço necessário para criar os filhotes varia de acordo com as condições de retorno e gasto energético vivenciado pelas fêmeas de calitriquídeos. Logo, os benefícios em se ter adultos extra-casal como ajudantes flutua de acordo com as condições ambientais chegando a ponto que em populações cativas onde os recursos são abundantes e previsíveis a ajuda necessária se reduz à presença do pai e a sobrevivência dos filhotes está fortemente atrelada à condição das fêmeas.

Assim como a necessidade por algum grau de cooperação no cuidado dos filhotes existe em todos os calitriquídeos, a tensão gerada pelo conflito inerente à monopolização da atividade reprodutiva também é uma característica marcante dessas sociedades. Contudo, interações agressivas são bastante infrequentes em todas as populações estudadas até o momento e quando ocorrem se concentram em curtos períodos. Uma vez que a ocorrência desses conflitos afeta a sobrevivência dos filhotes, pode-se hipotetizar que mitiga-los deve ser uma necessidade que definiria fortemente estratégias sociais de dominantes e subordinadas (os), com notável influência sobre a demografia das populações e aptidão dos pais.

O estudo em cativeiro também aponta para efeitos da história de vida e da demografia das populações ao longo da irradiação adaptativa da família. Nesse caso, entender e comparar como a experiência maternal afeta a sobrevivência dos filhotes dos diferentes gêneros em vida livre pode ser o próximo passo para compreender os eventos desencadeadores da dinâmica social dos calitriquídeos.

É importante ressaltar que a mitigação de condições que gerem o conflito dentro dos grupos deve ser levada em conta nos programas de reprodução em cativeiro das espécies de calitriquídeos ameaçadas. Além disso, o manejo das populações de *Leontopithecus*, *Saguinus* e *Callithrix* deve ser planejado de acordo com as

necessidades de ganho de experiência das fêmeas no cuidado alo maternal e no cuidado maternal.

## **Capítulo 4 : Fatores desencadeadores de conflitos severos em *Callithrix* e *Leontopithecus***

### **1. Introdução**

Enquanto sociedades propiciam os benefícios da cooperação, os indivíduos que assim vivem encaram uma rotina de resolução de conflitos em seus grupos (Wilson 2000, Silk 2007). Ações cooperativas podem aumentar a eficiência na busca por alimentos, detecção e defesa contra predadores e nas disputas territoriais intra-específicas (Dunbar 1988, Strier 2006, Silk 2007). Contudo, os benefícios da cooperação parecem ser estritamente delimitados pelo potencial surgimento de disputas por recursos e conflitos de interesses entre indivíduos com diferentes necessidades (Majolo et al. 2008, Conradt & Roper 2003).

Calitriquíneos são pequenos primatas neotropicais cuja história de vida é marcada pelo nascimento de gêmeos e pelos estros pós-parto, singulares dentre todos os primatas antropóides (Garber 1997). Dar a luz a gêmeos e engravidar ainda durante a amamentação só foi energeticamente possível graças aos benefícios da cooperação (Garber & Leigh 1997). Existe uma pressão para que em vida livre os grupos de calitriquíneos se organizem de uma maneira na qual existam indivíduos que assitam os pais no cuidado dos infantes (Dunbar 1995, Garber 1997). Esses indivíduos comumente exibem algum parentesco com os filhotes, como irmãos ou tios e em alguns casos chegam a despender mais cuidados do que os próprios pais (Savage et al. 1997, Santos et al. 1997, Bales et al. 2000).

Outra característica de todas as sociedades de reprodutores cooperativos é a busca de ambos os sexos pela monopolização da atividade reprodutiva no grupo (Clutton-Brock 2002, Dietz 2004, Digby et al. 2006). Caso o número de nascimentos no grupo fosse ainda maior, a eficiência no cuidado aos filhotes diminuiria e fêmeas não

monopolizadoras poderiam ter uma menor aptidão (Dunbar 1995). Já no caso dos machos, comportamentos voltados para a monopolização das oportunidades reprodutivas seriam vantajosos dados os altos investimentos em cuidados com a prole (Dietz & Baker 1993).

A monopolização da reprodução no grupo apresenta diferentes custos e benefícios relacionados ao sexo do indivíduo e ao contexto demográfico (Dunbar 1995). Por exemplo, os custos com a monopolização parecem aumentar para os machos quando ainda não há um corpo de animais subordinados que ajudem no cuidado à prole e manutenção do território (Goldizen & Terborgh 1989, Schaffner & French 1997). No caso das fêmeas, a falta de postos de reprodutora para as filhas subordinadas em grupos vizinhos aumenta a possibilidade de poliginia envolvendo mãe e filha mais velha devido ao aumento de benefícios indiretos para a aptidão das reprodutoras (Dietz et al. 1993, Nievergelt et al. 2000). Embora os filhotes pareçam evitar relações incestuosas seus grupos natais, a falta de oportunidades reprodutivas pode tornar os cruzamentos endogâmicos uma decisão mais atraente e o conflito entre mães e filhas recorrente (Goldizen et al. 1996, Ferrari 2009, Yamamoto *et al.* 2009).

A unidade social dos grupos de calitriquídeos depende da capacidade de manter relacionamentos pacíficos frente a numerosas possibilidades de conflito (Saltzman et al. 2007, Digby et al. 2010). No caso das populações silvestres, esses conflitos quando intensos podem resultar na ocorrência de eventos de emigração. Já em cativeiro a falta dessa opção para os animais subordinados ocasiona episódios de agressividade severa, onde dominantes chegam a causar lesões sérias e até a morte de subordinados (Anzenberger & Falk 2012).

Em Callitrichidae, os reprodutores devem em algum ponto decidir entre permitir aos ajudantes permanecer e arcar com aumento dos custos com a monopolização e

aumento de suas chances de falha, ou repeli-los e arcar com a perda de uma relação cooperativa crucial. Esse paradoxo parece estreitar o tamanho ótimo para os grupos de calitriquíneos (Snowdon & Pickhard 1999, Anzenberger & Falk 2012).

A escolha de indivíduos dominantes por tentar monopolizar ou não a atividade reprodutiva vai definir a dinâmica social e consequentemente a demografia das populações (Snowdon & Pickhard 1999, Anzenberger & Falk 2012). Logo, compreender os fatores que desencadeiam a agressividade severa é o caminho a ser seguido para elucidar as causas imediatas da dinâmica social e os fundamentos das decisões entre concessão e monopolização (Dietz 2004, Yamamoto *et al.* 2009).

*Leontopithecus* e *Callithrix* apresentam diferenças marcantes na biologia reprodutiva (ex. taxa reprodutiva e inibição hormonal de subordinadas), nos parâmetros populacionais e na organização social. Por conta dessas diferenças estes dois gêneros se distinguem também na necessidade por ajuda nos cuidados à prole, nas oportunidades reprodutivas para os filhotes mais velhos e nas estratégias de monopolização dos indivíduos dominantes (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, French *et al.* 2008, ver também capítulo anterior). Pode-se esperar então que as estratégias de monopolização aplicadas por dominantes de ambos estejam sujeitas a diferentes balanços de custo e benefício. Em outras palavras, *Leontopithecus* e *Callithrix* devem gerir seus conflitos de maneira diferenciada de modo que certas características como a inibição reprodutiva possam até mesmo constituir uma adaptação permissiva ao aumento de tolerância (Dietz 2004, Saltzman *et al.* 2009, Digby *et al.* 2007, Baker *et al.* 2008, French *et al.* 2008, Yamamoto *et al.* 2009).

O presente estudo utilizou de dados coletados pelos gestores da colônia de calitriquídeos cativos do Centro de Primatologia do Rio de Janeiro (CPRJ) ao longo de trinta e três anos para revelar quais são os fatores que desencadeariam a expulsão de

indivíduos dos grupos cativos de *Leontopithecus* e *Callithrix* por meio de agressividade intensa.

Embora a frequência de episódios de agonismo entre os calitriquíneos seja bastante baixa (Heyman 1990, 1996, Garber 1997, Decaini & Macedo 2008), agressões severas levando à lesões sérias e até mesmo à morte de alguns indivíduos são problemas comuns a serem enfrentados pelos responsáveis por colônias cativas de calitriquíneos (Anzenberger & Faulk 2012). No caso de grupos cativos pode-se acompanhar a história completa dos mesmos desde sua formação inicial, o que pode indicar quais são os fatores candidatos a serem responsáveis a dispersão do grupo natal em animais silvestres (Anzenberger & Faulk 2012).

## **2. Métodos**

Este estudo foi conduzido através das análises dos arquivos mantidos no CPRJ contendo dados sobre a reprodução e a dinâmica da população do plantel desde a fundação da colônia. No capítulo 1 podem ser encontradas informações mais detalhadas sobre os recintos, a alimentação e o manejo dos animais do CPRJ.

Neste capítulo o evento de interesse foi o agonismo severo, definido como episódio de agressividade intensa que resulta em lesões sérias e que levam à intervenção dos tratadores e retirada do indivíduo alvo do antagonismo (Snowdon & Pickhard 1999).

Para entender quais fatores poderiam ocasionar o evento de interesse, foram mensuradas para cada ano de vida do animal, variáveis explanatórias relacionadas ao ambiente social e sua dinâmica ao longo da vida dos indivíduos que foram expulsos de seu grupo (Tab. I). Foram adicionados à análise, 94 indivíduos envolvidos em conflitos severos que resultaram em lesões e expulsão de 29 *Leontopithecus chrysomelas*, 17 *L. chrysopygus*, 19 *Callithrix. geoffroy* e 29 *C. khulli*. Dado ao tamanho da amostra não foi

feita uma análise distinta de acordo com o sexo ou espécie, ou seja, nossos resultados e as interpretações que se seguem estão em nível de gênero.

**Tabela 4-I Variáveis explanatórias selecionadas.**

Abreviatura	Descrição
Tg (quantitativa)	Tamanho do grupo
Pc (categórica)	Presença de um casal que já tenha se reproduzido naquele grupo anteriormente
Nt (quantitativa)	Número de nascimentos no ano
Bx (categórica)	Baixa (saída ou morte) de indivíduos no ano
En(categórica)	Entrada de novos indivíduos sem parentesco no grupo
Ef (categórica)	Entrada de fêmeas adultas no grupo
Im (quantitativa)	Número de indivíduos imaturos no grupo no início do ano
Id (categórica)	Idade do animal que foi expulso

Para cada ano de vida desses animais era assinalada a ocorrência ou não de agressões severas. Então, foi conduzida a análise de riscos proporcionais de Cox (cf. Therneau & Lumley, 2009) para determinar quais fatores seriam informativos quanto à permanência ou expulsão dos indivíduos naquele ano de referência.

A partir de um modelo inicial contendo todas as variáveis explanatórias, procedeu-se a seleção dos melhores modelos a partir do processo de eliminação de variáveis que não alteravam ou diminuía o valor de AIC quando excluídas de um modelo com todas outras variáveis (backward stepwise model selection). Depois disso, era realizada a comparação dos modelos de acordo com o peso (model averaging). Nos

resultados apresentamos todos os modelos dentro de uma variação delta AIC > 4, porém devido ao grande número de variáveis e comparações possíveis envolvidas focamos a discussão nos modelos com até metade do peso do modelo mais parcimonioso encontrado (Burhan & Anderson 2011).

### 3.Resultados

A comparação dos modelos encontrados para explicar a ocorrência de agressividade severa nos grupos de *Callithrix* e *Leontopithecus* mantidos cativos no CPRJ revelou que em ambos os gêneros a entrada de indivíduos não aparentados no grupo (En) e a presença de um casal reprodutor estabelecido (pc) são fatores que aumentam o risco de um indivíduo ser expulso de seu grupo natal (Tab. II, III e IV). Por outro lado, o número de filhotes nascidos no ano (nt) diminui o risco que um indivíduo tem de ser expulso em ambos os gêneros.

**Tabela 4-II Comparação do efeito das variáveis explanatórias sobre a ocorrência de agressões severas (+ significa aumento do risco de ocorrência do evento, 0 sem efeito) em grupos cativos de *Callithrix* e *Leontopithecus* na colônia do CPRJ.**

Variável explanatória	<i>Leontopithecus</i>	<i>Callithrix</i>
Idade (Id)	-	-
Saída de indivíduos (Bx)	-	_*
Entrada de indivíduos (En)	+	+
Número de nascimentos (Nt)	-	-
Presença de casal reprodutor (pc)	+	+
Razão sexual equilibrada (Rs)	+*	0
Tamanho do grupo (Tg)	+	0



**Tabela 4-III Modelos de Risco Proporcional de Cox selecionados (delta AIC >4) para explicar o risco de episódios de agressividade severa em grupos de *Callithrix* e *Leontopithecus* cativos da colônia do CPRJ.**

<i>Leontopithecus</i>				
	Loglik	AIC	Delta aic	Peso
Id+Bx+En+Nt+Pc+Tg	142.56	297.68	0	0.59
Id+Bx+En+Nt+Pc+Tg+Rs	142.16	299.05	1.37	0.3
Id+Bx+En+Nt+Pc+Tg+Rs+Im	142.57	301.08	3.41	0.11
<i>Callithrix</i>				
Id+En+Nt+Pc	133.36	275.07	0	0.56
Id+En+Nt+Pc+Bx	132.98	276.48	1.41	0.28
Id+En+Nt+Pc+Bx+Tg	132.83	278.39	3.33	0.11

Tg = Tamanho do grupo, Pc = Presença de um casal que já tenha se reproduzido naquele grupo anteriormente, Nt = Número de nascimentos no ano, Bx = Baixa (saída ou morte) de indivíduos no ano, Em = Entrada de novos indivíduos sem parentesco no grupo, Ef = Entrada de fêmeas adultas no grupo, Im = Número de indivíduos imaturos no grupo.

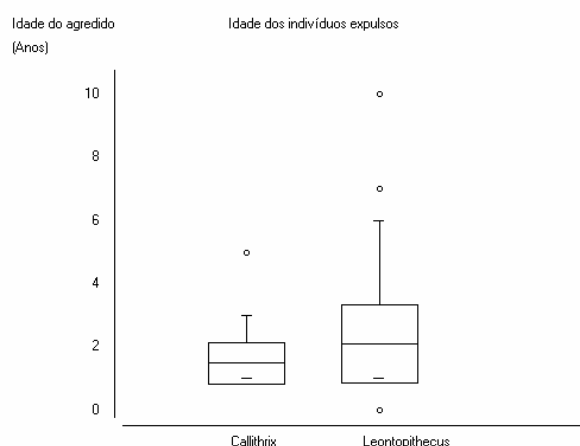
**Tabela 4-IV Efeito e intervalo de confiança encontrado para cada variável presente nos melhores modelos de riscos proporcionais de Cox para explicar o risco de episódios de agressividade severa em grupos de *Callithrix* e *Leontopithecus* cativos da colônia do CPRJ.**

<i>Leontopithecus</i>			
Variável	P	Efeito	IC 95%
Id	0.04	0.39	0.16-0.94
Bx	0.11	0.73	0.49-1.07
Em	0.008	4.28	1.45- 12.6
Pc	0.015	4.06	1.31-12.57
Nt	0.008	0.73	0.57-0.92
Tg	0.008	1.27	1.06-1.51
Rs (equilibrada)	0.47	1.68	0.41-6.94
<i>Callithrix</i>			
Variável	P	Efeito	IC 95%
Id	2 <sup>-16</sup>	ND	ND
Bx	0.97	1	0.84-1.19
Em	6.5 <sup>-5</sup>	3.93	2.01-7.69
Pc	0.01	3.3	1.32-8.24
Nt	0.03	0.85	0.73-0.98
Tg	0.008	0.88	0.8-0.97

Tg = Tamanho do grupo, Pc = Presença de um casal que já tenha se reproduzido naquele grupo anteriormente, Nt = Número de nascimentos no ano, Bx = Baixa (saída ou morte) de indivíduos no ano, Em = Entrada de novos indivíduos sem parentesco no grupo, Ef = Entrada de fêmeas adultas no grupo, Im = Número de indivíduos imaturos no grupo.

A idade do indivíduo agredido (id) também foi apontada como um fator ligado às expulsões ocorridas em *Leontopithecus* e *Callithrix*. Para *Leontopithecus* o aumento

da idade diminui as chances dos animais serem expulsos. A variação mínima na idade de expulsão de *Callithrix* não possibilitou uma avaliação precisa dos efeitos da idade para *Callithrix*. Procedemos então uma análise exploratória dos efeitos da idade sobre as expulsões e os resultados mostram que a grande maioria das expulsões se concentra nos três primeiros anos de vida (Fig. 1). Então, como parte de uma avaliação *post-hoc*, utilizamos o teste Mann Whitney para comparar se havia diferenças na idade de expulsão de *Leontopithecus* e *Callithrix* e os resultados demonstram que *Callithrix* sofrem com agressividade quando mais jovens que *Leontopithecus* ( $U=766.5$ ,  $Z(U)=2.41$ ,  $p=0.02$ ).



**Figura 4-1 Idade média dos indivíduos expulsos em seus grupos natais na colônia do CPRJ.**

Enquanto revelou-se que o risco de expulsões agressivas de *Leontopithecus* aumenta em função do tamanho do grupo (tg) essa variável não foi informativa sobre as expulsões em *Callithrix*.

#### 4. Discussão

Uma relação negativa entre o número de nascimentos em um dado ano e o risco de expulsão agressiva de indivíduos subordinados foi comum a ambos os gêneros de

calitriquídeos aqui analisados. O nascimento de novos filhotes já foi reportado como sendo temporalmente relacionado à agressividade e expulsões no gênero *Callithrix* (Anzenberger & Faulk 2012). Contrariamente a essa observação, nossos dados relacionaram o número de nascimentos a uma menor probabilidade de agressões intensas. Duas explicações não excludentes podem ser cogitadas para este resultado. A primeira se relaciona à necessidade por cooperação. Assim, faz sentido pensar que em um ano em que nascem muitos filhotes, dispensar ajudantes em potencial poderia ter um impacto bastante negativo sobre o sucesso na reprodução de fêmeas e de machos. No entanto, os resultados sobre a sobrevivência dos filhotes obtidos na própria colônia do CPRJ não dão suporte a essa hipótese (ver Cap. Anterior). Alternativamente, machos adultos parecem reduzir a produção de testosterona quando os níveis de prolactina sobem em resposta à presença de infantes no grupo (Prudon et al. 2008, Ziegler et al. 2009). Essa alteração endócrina os deixa com uma menor tendência à agressividade e, portanto, em anos onde há um maior número de nascimentos as relações com os machos dominantes podem se tornar mais pacíficas, diminuindo a probabilidade de ocorrência das expulsões.

Nossos resultados apontaram para uma relação direta entre o tamanho do grupo e a expulsão de indivíduos para *Leontopithecus*, mas não para *Callithrix*. O aumento no tamanho do grupo é tido como um dos principais desencadeadores da dinâmica social, pois parece aumentar a probabilidade de que alguns indivíduos sejam expulsos ou rejeitados (Snowdon & Pickhard 1999). Em vida livre, *Callithrix* se apresenta em maiores densidades o que torna a formação de grupos a partir do pareamento de indivíduos subordinados uma alternativa raramente disponível (Ferrari & Digby 1996). A consequência disso é o aumento do tamanho das famílias a números que atingem o dobro do observado para os outros gêneros da família (Ferrari & Digby 1996, Digby &

Saltzman 2007). *Leontopithecus* dominantes podem assim como os *Callithrix* ser mais permissivos à permanência dos filhotes mais velhos em condições onde as oportunidades para dispersão são limitadas (Dietz & Baker 1993). Contudo, pode-se dizer que os *Callithrix* do CPRJ apresentaram uma capacidade maior de gerenciar conflitos decorrentes do aumento do tamanho do grupo e talvez isso só tenha sido possível devido à adaptações sociais específicas desse gênero.

No caso do conflito existente entre as fêmeas, é plausível pensar que a inibição hormonal da atividade reprodutiva em fêmeas subordinadas de *Callithrix* conduza a relacionamentos de tolerância mais duradouros. A estratégia de monopolização das fêmeas de *Leontopithecus* está mais ligada à agressividade direta e prevenção do contato entre as subordinadas e o macho reprodutor (Garber 1993, Digby *et al.* 2007, Baker *et al.* 2008). Assim, nossos resultados demonstram que nas espécies onde ocorre a supressão endócrina das fêmeas subordinadas parece haver um maior potencial para permanência de filhotes mais velhos após sucessivas ninhadas. Investigar como a densidade influencia a dispersão ou a permanência nas populações de ambos os gêneros seria um grande passo para elucidar os processos decorridos na evolução de características permissivas à redução de conflito.

Enquanto as fêmeas subordinadas de alguns gêneros têm seus ciclos ovarianos suprimidos, machos subordinados de todos os gêneros são endocrinologicamente aptos à reprodução quando em seus grupos natais, embora nunca o façam com tanta frequência quanto os dominantes (Baker & Dietz 1993, Nievergelt 2000, Huck *et al.* 2005). Como nossa amostragem não nos permitiu analisar separadamente modelos que explicassem a agressividade em machos e fêmeas, é possível que o tamanho de grupo (tg) também não afete machos de *Callithrix* e *Leontopithecus* da mesma maneira. Contudo, assim como é o caso para as fêmeas, as decisões dos machos de cada gênero

depende da razão entre os benéficos da tolerância ou da agressividade em um dado momento.

A diferença entre os gêneros também foi evidenciada pela maior tolerância entre os machos de *Callithrix*. Para *Leontopithecus* o macho dominante efetua quase todas as cópulas e comumente mantém uma clara relação de dominância com o subordinado (Baker *et al.* 2008). Já em *Callithrix* as relações de dominância entre machos não são tão marcantes, embora existam. Nesse gênero, vários machos copulam com a fêmea dominante. Mesmo assim, a paternidade é significativamente desviada em favor de um macho. É possível então que a competição em *Callithrix* se dê a nível de esperma. Uma adaptação gerada através da competição nesse nível seria a hipertrofia testicular dos machos. Nesse caso, poderia se dizer que assim como a inibição endócrina das fêmeas subordinadas poderia ter se fixado por possibilitar relacionamentos tolerantes, a evolução de testículos hipertrofiados teria ocorrido por meio da redução das tensões entre os machos com o aumento das chances de acasalamentos poliândricos (Garber *et al.* 1996, Huck *et al.* 2005, Araújo & Sousa 2008, Yamamoto *et al.* 2009). A hipertrofia dos testículos é uma característica observada para *Saguinus* e *Callithrix*, mas não para *Leontopithecus* (Garber *et al.* 1996, Harcourt 1995, Araújo & Sousa 2008). Esse fato pode ter como consequência próxima uma maior tolerância entre machos de *Callithrix* em relação aos *Leontopithecus* na colônia do CPRJ.

Na colônia do CPRJ a entrada de indivíduos não aparentados em grupos estabelecidos só ocorria após a retirada ou morte do reprodutor (Obs. pessoal). Quando aparentados os indivíduos adultos remanescentes exibem menor agressividade e maiores probabilidades que eventos reprodutivos poligínicos, poliândricos e poliginândricos no primeiro evento reprodutivo (Dietz 2004, Yamamoto *et al.* 2009). Nos nascimentos subsequentes aumenta a probabilidade de que se estabeleça uma hierarquia mais

definida, especialmente entre fêmeas (Baker & Dietz 1993, Dietz *et al.* 1993, Anzenberger & Faulkes 2012). A partir de então a reprodução passa a ser monopolizada ou enviesada em favorecimento de um único casal reprodutor (Lazaro-Perea *et al.* 2001). Tais observações vão de encontro à nossa observação de que a presença de uma fêmea reprodutora (no caso um casal, mas não podemos inferir paternidade) estabelecida aumenta as chances de conflito decorrentes da estratégia de monopolização presente tanto em *Callithrix* quanto em *Leontopithecus*.

Por outro lado, quando um indivíduo não aparentado era introduzido no grupo as chances de expulsão aumentavam consideravelmente tanto para *Leontopithecus* quanto para *Callithrix*. Quando um indivíduo sem parentesco com os demais é introduzido no recinto, ocorrem algumas mudanças na hierarquia e nas condições para a monopolização da atividade reprodutiva e animais subordinados de ambos os gêneros passam a tentar a reprodução (Baker *et al.* 2001). Nossos resultados reforçam a idéia de que a introdução de indivíduos adultos não aparentados aos demais em grupos cativos de calitriquídeos ocasiona conflitos por mudar a estratégia dos subordinados, o que leva a uma resposta dos dominantes e episódios de agressividade severa.

A idade com a qual os indivíduos sofreram agressões também é reveladora quanto à dinâmica das relações entre os componentes dos grupos de calitriquídeos. A maioria das agressões ocorreu no primeiro ano após a maturidade sexual ter sido atingida tanto para *Leontopithecus* quanto para *Callithrix*, sendo que o risco de expulsão vai diminuindo com o passar dos anos. Pode-se dizer que ao atingir a idade adulta os filhotes atingem tolerância dos dominantes e a permanência no grupo natal através da adoção de comportamentos de submissão aos dominantes (Smith & French 1997, Bales *et al.* 2006, Yamamoto *et al.* 2009). É possível então levantar a hipótese de que a relação negativa entre idade e risco de expulsão seja devido a um período crítico onde

os indivíduos recém chegados à idade adulta devem ter sucesso ao demonstrar subordinação à estratégia monopolizadora dos dominantes. Observações feitas em *Leontopithecus* de vida livre dão algum suporte à essa hipótese ao revelar uma idade crítica onde as relações entre dominantes e subordinados passam de tolerantes e afiliativas para a evitação e exclusão dos subordinados (Baker & Dietz 1993, Dietz *et al.* 1993, Baker *et al.* 2008). A diferença nessa idade encontrada para *Callithrix* e *Leontopithecus* pode ser devida ao fato de que os primeiros apresentam um desenvolvimento mais acelerado, atingindo essa idade crítica mais cedo (ver Cap. 1). Mesmo com essa diferença de tempo para atingir a idade crítica entre *Leontopithecus* e *Callithrix*, o fato da maioria das expulsões envolverem indivíduos com até três anos levam a crer que os eventos de agressividade em cativeiro se manifestam na natureza como dispersão após evitação pacífica (Snowdon & Pickhard 1999).

Nas sociedades dos calitriquídeos, indivíduos dominantes podem tolerar outros indivíduos em idade adulta no grupo, mesmo querendo monopolizar a reprodução. Animais dominantes têm basicamente dois motivos para tolerar a presença de subordinados em um dado período: ou precisam deles para se reproduzir com sucesso ou esses indivíduos são seus próprios filhotes, que necessitam permanecer no grupo a fim de sobreviver enquanto buscam (Ferrari & Lopes-Ferrari 1989, Goldizen 1990, Garber 1997, Ferrari & Digby 1996). No caso de uma população de cativeiro, aparentemente a necessidade por ajudantes é bastante reduzida (ver Cap. Anterior), ao passo que as possibilidades de dispersão dos filhotes mais velhos são mínimas (Anzenberger & Faulkes 2012).

*Callithrix* e *Leontopithecus* parecem ter evoluído sob condições demográficas bastante distintas e se isso de fato ocorreu, houve diferentes cenários quanto à disponibilidade de parceiros reprodutivos e áreas de vida a serem exploradas por novos

grupos. Como resposta a esses diferentes cenários demográficos teriam surgido adaptações morfológicas e comportamentais permissivas ao aumento da tolerância nas relações intragrupo (Ferrari & Lopes Ferrari 1989, Rylands 1996, Ferrari & Digby 1996). Nesse estudo comparamos *Callithrix* e *Leontopithecus* cativos assumindo que as oportunidades de dispersão são limitadas. Podemos lançar a hipótese de que relacionamentos mais tolerantes são possíveis para *Callithrix* devido a adaptações (inibição endócrina e hipertrofia testicular) ausentes nos *Leontopithecus*. Sociedades de reprodutores cooperativos dependem da manutenção de baixos níveis de conflito (Snowdon & Ziegler 2007, Yamamoto *et al.* 2009). Na hipótese exposta logo acima está implícita a predição de que populações mais densas com menores oportunidades para dispersão tendem a apresentar uma maior quantidade e eficiência nos mecanismos de manutenção de relacionamentos pacíficos duradouros.



## Referências

- Ah-King, M. and **B.S. Tullberg**. 2000. Phylogenetic analysis of twinning in Callitrichinae. **American Journal of Primatology** 51: 135-146.
- Anderson H.B., Emery Thompson M., Knott C.D. & Perkins L. 2008. Fertility and mortality patterns of captive Bornean and Sumatran orangutans: is there a species difference in life history? **Journal of Human Evolution** 54 (1): 34-42
- Anzenberger, G. & Falk, B. 2012. Monogamy and family life in callitrichid monkeys: deviations, social dynamics and captive management: **International Zoo Yearbook** 46 (1): 109-122.
- Araujo, A. & Sousa, M.B..C. 2008. Testicular Volume and Reproductive Status of Wild *Callithrix jacchus*. **International Journal of Primatology**, 29: 1355-1364.
- Arruda M.F, Araújo A., Sousa M.B.C., Albuquerque F.S., Albuquerque A.C.S.R. & Yamamoto M.E. 2005 Two-breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica** 76:10–20
- Bales, K., J. M. Dietz, A.J. Baker, K. Miller & S. Tardif. 2000. Effects of allocare givers on fitness of infants and parents in callitrichid primates. **Folia Primatologica** 71: 27-38.
- Bales, K., O'Herron, M., Baker, A. J., & Dietz, J. M. 2001. Sources of variability in numbers of live births in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). ). **American Journal of Primatology**, 54: 211–221.
- Bales, K., French, J.A., & J.M. Dietz. 2002. Explaining Variation in Maternal Care in a Cooperatively Breeding Mammal. **Animal Behaviour** 63:453-461.
- Bales, K.L., French, J.A., McWilliams, J., Lake, R.A. & Dietz, J.M. 2006. Effects of Social Status, Age, and Season on Androgen and Cortisol Levels in Wild Male

- Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Hormones and Behavior** **49**:88-95.
- Bales, K.L., French, J.A., Hostetler, C.M., Dietz, J.M. 2005. Social and Reproductive Factors Affecting Cortisol Levels in Wild Female Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology** **67**: 25-35.
- Baker, A.J. & Woods, F. 1992. Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. **American Journal of Primatology** **26**(1): 1-10.
- Baker, A. J., Dietz, J. M. & Kleiman, D. G. 1993. Behavioral evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behavior** **46**: 1091-1103.
- Baker, A.J & Dietz, J.M. 1996. Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology** **38**: 47-56.
- Baker, J. V., Abbott, D. H., & Saltzman, W. 1999. Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. **Animal Behaviour** **58**:501–513.
- Baker, A.J.; Bales, K. & Dietz, J.M. 2008. Mating systems and group dynamics in lion tamarins. In: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B. **Lion Tamarins, Biology and Conservation**. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. 2002. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. 2 edição. New York, NY
- Bardi, M., A. J. Petto & D. E. Lee-Parritz. 2001. Parental failure in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology** **54** (3): 159-169.
- Conradt, L. & Roper, T.J. 2003. Group decision-making in animals. **Nature** **421**:155-158.

- Cortés-Ortiz, L. 2009. Molecular phylogenetics of Callitrichinae with emphasis on marmosets and Callimico. In: The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation. Davis, L. C., Ford, S. M. and Porter, L. M. (eds. Developments in Primatology: Progress and Prospects, Series editor Tuttle, R. A. Kluwer Academic Press. New York. Pp. 3–24.
- Clutton-Brock, T. 2002. Breeding Together: Kin Selection and Mutualism in Cooperative Vertebrates. **Science** 296: 69-72
- Decanini, D.P. & R.H. Macedo. 2008. Sociality in *Callithrix penicillata*: Intragroup social behavior. **International Journal of Primatology** 29 (3): 627-639.
- Díaz-Muñoz, S. 2011. Paternity and relatedness in a polyandrous nonhuman primate: testing adaptive hypotheses of male reproductive cooperation. **Animal Behaviour** 82: 563-571.
- De Vleeschouwer, K., Leus, K. K. & Van Elsacker, L. 2003. Characteristics of reproductive biology and proximate factors regulating seasonal breeding in captive golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). **American Journal of Primatology** 60:123–137.
- Dietz, J.M. 2004. Kinship structure and reproductive skew in cooperative breeding primates. In: **Kinship and Behavior in Primates**. B. Chapais & C. Berman (eds). Oxford U. Press, New York.
- Dietz, J. M. & A.J. Baker. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Animal Behavior** 46: 1067-1078.
- Dietz, J. M., A. J. Baker & D. Miglioretti. 1994. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth and adult body mass in golden lion tamarins. **American Journal of Primatology** 34 (2): 115-132.

- Digby, L.J. & S.F. Ferrari.1994. Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. **International Journal of Primatology** **15**:389-397
- Digby, L.J. 1999. Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica** **70**:136-145.
- Digby, L. J., Ferrari, S. F., & Saltzman, W. 2007. Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. In: Primates in Perspective. (C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, & S. Bearder, eds.), pp 85–106. Oxford University Press, Oxford.
- Digby, L.J. & Saltzman, W. 2009. Balancing cooperation and competition in callitrichine primates: examining the relative risk of infanticide across species. In: Davis, L.C., Ford, S.M. and Porter, L.M., eds. *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation*. Springer, NY, pp. 135-153.
- Dunbar, R.I.M. 1988. **Primate Social Systems**. London, Croom Helm.
- Dunbar, R.I.M. 1995. The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twining. **Animal Behaviour** **50** (4): 1057-1070.
- Dunbar, R.I.M. 1995 b . The mating system of callitrichid primates: II. Cooperative care. **Animal Behaviour** **50** (4): 1057-1070.
- Emlen S.T. 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. In: **Behavioural ecology: an evolutionary approach** (Krebs JR, Davies NB, eds). Oxford: Blackwell;301 -337.
- Faulkes C., Arruda M.F., Monteiro da Cruz M.A.O. 2008. Genetic structure within and among populations of the common marmoset, *Callithrix jacchus*: implications for cooperative breeding. In: Ford SM, Porter LM, Davis LC (eds) **The smallest anthropoids: The marmoset/callimico radiation**. Springer Press, New York, pp 103–117

- Fite, J.E., Patera, K.J., French, J.A., Rukstalis, M., Hopkins, E.C. & Ross, C.N. 2005. Opportunistic mothers: female marmosets (*Callithrix kuhlii*) reduce their investment in offspring when they have to, and when they can. **Journal of Human Evolution**, 49: 122-142.
- Ferarri, S F. & Lopes Ferrari, M.A. 1989. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica** 52:132-147.
- Ferrari, S. F. & Digby, L. J. 1996. Wild *Callithrix* groups: stable extended families? **American Journal of Primatology** 38:19–27.
- Ferrari S.F. 1992. The care of infants in a wild marmoset, *Callithrix flaviceps*, group. **American Journal of Primatology** 26:109–118
- Ferrari, F. S. 2009. Social Hierarchy and Dispersal in Free-Ranging Buffy-Headed Marmosets (*Callithrix flaviceps*). In: Davis, L.C., Ford, S.M. and Porter, L.M., eds. **The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, NY, pp. 155-165.
- French, J. A. & Inglett, B. J. 1989. Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. **Animal Behaviour** 37: 487-497.
- French, J. A., Bales, K. L., Baker, A. J., & Dietz, J. M. 2003. Endocrine monitoring of wild dominant and subordinate female *Leontopithecus rosalia*. **International Journal of Primatology** 24:1281–1300.
- French, J. A., Fite, J. E., Ross, C. N. 2009. Family life in marmosets: causes and consequences of variation in offspring care. In **The Parental Brain**, R. Bridges (Ed.). New York: Elsevier Press, pp. 461 - 478.
- French, J. A., de Vleeschouwer, K., Heistermann, M., Bales, K. 2008. Reproductive endocrinology and behavior in female lion tamarins (*Leontopithecus*). In **Biology**

- and Conservation of Lion Tamarins: Twenty-five Years of Research**, D. G. Kleiman, A. B. Rylands, and I. B. Santos (Eds.), pp. 133-156. Smithsonian Press, Washington DC.
- French J.A, Pissinatti A. & Coimbra-Filho A.F. 1996. Reproduction in captive lion tamarins (*Leontopithecus*): seasonality, infant survival, and sex ratios. **American Journal of Primatology** 39 (1): 17-33.
- Garber, P. A. 1994. Phylogenetic approach to the study of tamarin and marmoset social systems. **American Journal of Primatology** 34, 199–219.
- Garber, P.A. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. **Evolutionary Anthropology** 5 (6): 187-199.
- Garber, P. A. & Leigh, S. R. 1997 Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. **Folia Primatologica** 68(1): 1-22.
- Garber P.A., Moya L., Pruett J.D. & Ique C. 1996. Social and seasonal influences on reproductive biology in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology** 38:29–46.
- Goldizen, A.W. 1987. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle back tamarins (*Saguittus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 20 : 99 -109.]
- Goldizen, A. W. 1990. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology** 11 (1): 63-83.
- Goldizen, A. W. & T. Terborgh. 1989. Demography and Dispersal Patterns of a Tamarin Population: Possible Causes of Delayed Breeding. **American Naturalist** 134: 208.

- Goldizen, A.W., J. Mendelson, M. van Vlaardingen & J. Terborgh. 1996. Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. **American Journal of Primatology** **38** (1): 57 – 83.
- Haig D .1999. What is a marmoset? **American Journal of Primatology** **49**: 285–96
- Heymann, E. W. & Soini, P. 1999. Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and number of adult males. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 46:400–404.
- Heymann, E.W. A. 1990. Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins, *Saguinus mystax* (primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia . **Primates** **31** (2): 133-196.
- Heymann, E. W. A. 1996. Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estacion Biologica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia). **American Journal of Primatology** **38** (1): 101-113.
- Huck, M., P. Löttker & E.W. Heymann. 2004. Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology** **64** (1): 39-56.
- Jaquish C.E. & Tardif S.D. 1997. Number of ovulations in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*): Relation to body Peso, age and repeatability. **American Journal of Primatology** **42**:323–329
- Jurke M.H., Pryce C.R., Hug-Hodel A. & Döbeli M. 1995. An investigation into the socioendocrinology of infant care and postpartum fertility in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). **International Journal of Primatology** 16(3):453-74.

- Kleiman, D.G. 1979. Parent-offspring conflict and sibling competition in a monogamous primate. **American Naturalist** **114**: 753-760
- Koenig, A. 1995. Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology** **35**: 311–317.
- Lazaro-Perea, C., C. S. S. Castro, R. Harrison, A. Araújo, M. F. Arruda & C. T. Snowdon. 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **48** (2): 137-146.
- Löttker P., M. Huck, D.P. Zinner & E.W. Heymann. 2007. Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology** **69** (10): 1159-1172.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. 2012. Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. **Proceedings of the Royal Society B**.
- Majolo B.; de Bortoli Vizioli A. & Schino G. 2008. Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. **Animal Behaviour** **76**: 1235-1247.
- Mattle, F M E; Pryce, C R & Anzenberger, G .2008. Different ovarian responses to potential mates underlie species-specific breeding strategies in common marmoset and Goeldi's monkey. **Hormones and Behavior** 54(2):302-311.
- Mills BA, Windle CP, Baker HF, Ridley RM. 2004. Analysis of infant carrying in large, well-established family group of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates** 45:255-265.
- Nievergelt C.M.; Digby, L.J.; Ramakrishnan, U. & Woodruff, D.S. 2000. Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset



- (*Callithrix jacchus*) population. **International Journal of Primatology** 21(1): 1-20.
- Nunes, S., Fite, J. E., Patera, K. J., French, J. A. 2001. Interactions among paternal behavior, steroid hormones, and parental experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). **Hormones and Behavior** 39: 70-82.
- Porter L.M. 2001. Social organization, reproduction and rearing strategies of *Callimico goeldii*: new clues from the wild. **Folia Primatologica** 72(2):69-79.
- Price, E.C. 1992. The benefits of Helpers : effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology** 26 (3): 179-190.
- Prudom SL, Broz CA, Schultz-Darken N, Ferris CT, Snowdon CT & Ziegler TE. 2008. Exposure to infant scent lowers serum testosterone in father common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Biology Letters** 4:603–605.
- Puffer, A.M., Fite, J.E., French, J.A., Rukstalis, M., Hopkins, E.C. & Patera, K.J. 2004. Influence of the mother's reproductive state on the hormonal status of daughters in marmosets (*Callithrix kuhlii*). **American Journal of Primatology** 64: 29-37.
- Ross, C.N., Fite, J.E., Jensen, H., & French, J.A. 2007. Demographic review of a captive colony of callitrichids (*Callithrix kuhlii*). **American Journal of Primatology** 69: 234-240.
- Rosenberger, A.L., M.F. Tejedor, S. Cooke, L. Halenar & Pekkar, L. 2009 Platyrrhine ecophylogenetics, past and present. In: **South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation**.

- Ruiz, J. C. 1990. Comparison of affiliative behaviors between old and recently established pairs of golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia*. **Primates** 31(2): 197-204.
- Rutherford J.N. & Tardif S.D. 2008. Placental efficiency and intrauterine resource allocation strategies in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Physical Anthropology** 137(1): 60-68
- Rutherford, J.N. & Tardif, S. 2009. Mother's Little Helper? The Placenta and Its Role in Intrauterine Maternal Investment in the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). In: Ford SM, Porter LM, Davis LC (eds) **The smallest anthropoids: The marmoset/callimico radiation**. Springer Press, New York, pp 301-329.
- Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology** 38: 5-18.
- Saltzman W., Schultz-Darken N.J. & Abbott D.H. 1996. Behavioural and endocrine predictors of dominance and tolerance in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **Animal Behaviour** 51:657-74.
- Saltzman W., Schultz-Darken N.J. & Abbott D.H. 1997. Familial influences on ovulatory function in common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology** 41:159-77.
- Saltzman, W., Pick, R. R., Salper, O. J., Liedl, K. J., & Abbott, D. H. 2004. Onset of plural cooperative breeding in common marmoset families following replacement of the breeding male. **Animal Behaviour**. 68:59-73.
- Saltzman, W., Liedl, K.J., Salper, O.J., Pick, R.R. & Abbott, D.H. 2008. Post-conception reproductive competition in cooperatively breeding common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Hormones and Behavior** 53:274-286.

- Saltzman W, Digby LJ & Abbott DH. 2009. Reproductive skew in female common marmosets: what can proximate mechanisms tell us about ultimate causes? **Proceedings of Royal Society of London B**, 276:389–99.
- Sanchez S., Pelaes F., Gil-Burmann C. & Kaumanns W. 2002. Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin. **American Journal of Primatology** 48:99–111
- Santos , C. V., French, J. A., & Otta, E. 1997. Infant carrying behavior in callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. **International Journal of Primatology** 18: 889-908.
- Savage, A., Giraldo, K. H., Soto, K. H., & Snowdon, C. T. 1996. Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology** 38: 85–100.
- Savage, A., Shideler, S. E., Soto, L. H., Causado, J., Giraldo, L. H., Lasley, B. L., & Snowdon, C. T. 1997. Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. **American. Journal of. Primatology**, 43: 329–337.
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, H., & Soto, K. H. 1997. Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). In: **Adaptive Radiation of Neotropical Primates** (M. A. Norconk, A. Rosenberger, & P. A. Garber eds.), pp. 187–199. New York: Plenum Press.
- Schaffner, C.M. & J.A. French. 1997. Group size and aggression: ‘recruitment incentives’ in a cooperatively breeding primate. **Animal Behaviour** 54 (1): 171-180.
- Schaffner, C. M. & French, J. A. 2004. Social and endocrine responses in male marmosets to the establishment of polyandrous groups. **International Journal of Primatology** 25:709-732
- Silk, J.B. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. **Philosophical Transactions of the Royal Society** 362: 539-559.

- Snowdon, C.T. & Pickhard, J.J., 1999. Family feuds: severe aggression among cooperatively breeding cotton-top tamarins. **International Journal of Primatology** 20: 651–663.
- Snowdon, C.T. & K.A. Cronin. 2007. Cooperative breeders do cooperate. **Behavioural Processes** 76: 138-141.
- Snowdon, C. T. & Ziegler, T. E. 2007. Growing up cooperatively: Family processes and infant development in marmosets and tamarins. **Journal of Developmental Processes** 2: 40-66
- Soini, P. 1987 Sociosexual behavior of free ranging *Cebuella pygmaea* troop during postpartum estrus of its reproductive female. **American Journal of Primatology** 13 (3): 223-230.
- Sousa, M.B.C., Rocha Albuquerque A.C.S., Yamamoto M.E. & Araújo A. F.M. 2007. Emigration as a reproductive strategy of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). In: Ford SM, Porter LM, Davis LC (eds) **The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation**. Springer, New York, pp 167–182
- Strier, K.B. 2006. **Primate Behavioral Ecology**. 3 edição, Allyn & Bacon, Boston.
- Sussman R.W. & Garber P.A. 1987. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. **International Journal of Primatology** 8: 73-92.
- Tardif SD, Harrison ML & Simek MA. 1993. Communal care in marmosets and tamarins: Relation to energetics, ecology, and social organization. In: Rylands A, (editor) **Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology**. Oxford: Oxford University Press.

- Tardif S.D. & Jaquish C.E. 1997. Number of ovulations in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*): Relation to body Peso, age and repeatability. **American Journal of Primatology** 42:323–329
- Tardif, S.D. & Bales, K. 1997. Is infant-carrying a courtship strategy in callitrichid primates. **Animal Behaviour** 53:1001–1007
- Tardif S.D. & Ross C.N. 2009. Integration of proximate and evolutionary explanation of reproductive strategy: the case of callitrichid primates and implications for human biology. **American Journal of Human Biology** 21:731–738
- Tardif, S.D.; Santos, C.V.; Baker, A.J; Elsacker, L.V.; Feistner, A.T.C.; Kleiman, D.G.; Ruiz-Miranda, C.R.; Moura, A.C.A.; Passos, F.C.; Price, E.C.; Rapaport, L.G. & Vleeschouwer, K. 2008. Infant care in lion tamarins. In: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B. **Lion Tamarins, Biology and Conservation**. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Tardif, S.D., & Bales, K.L. 2004. Relations Among Birth Condition, Maternal Condition, and Post-natal Growth in Captive Common Marmoset Monkeys (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology** 62:83-94.
- Tardif SD, Power M, Oftedal O, Power R & Layne DG. 2001. Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): Effects of maternal size and litter size. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 51:17–25
- Tardif SD, Layne DG & Smucny DA. 2003. Can marmoset mothers count to three? **Ethology** 108:825–836
- Tardif SD, Araujo A, Arruda MF, French JA, Sousa MB, Yamamoto ME. 2008. Reproduction and aging in marmosets and tamarins. **Interdisciplinary Topics on Gerontology** 36:29-48.

- Tardif S.D., Ross, C. & Smucny D.A. 2013. Building Marmoset Babies: Trade-Offs and Cutting Bait. **Developments in Primatology: Progress and Prospects** 37: 169-183.
- Therneau, T. 2011. *coxme: Mixed Effects Cox Models*. R package version 2.2-1.  
<http://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Therneau, T., & Lumley, T. 2009. *survival: Survival analysis, including penalized likelihood*. R package version 2.35-8.
- Washabaugh KF, Snowdon CT & Ziegler TE. 2002. Variations in care for cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. **Animal Behaviour** 63(6):1163-1174.
- Wilson, E.O. 2000. **Sociobiology: The New Synthesis, 25<sup>th</sup> anniversary edition**. Harvard University Press, Cambridge. 697p.
- Whitehead, H. 2008. **Analysing vertebrate societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis**. University of Chicago Press, Chicago
- Vehrencamp, S.L. 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian species. **Animal Behaviour** 31: 667-682.
- Yamamoto, M.E. & Box, H.O. 1997. The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. **Ethology**, **103**: 760 – 771.
- Yamamoto M.E., Arruda M. de F., Alencar A.I., de Sousa MBC & Araújo A. 2007. Mating systems and female-female competition in the common marmosets, *Callithrix jacchus*. In: Ford SM, Porter LM, Davis LC (eds) **The smallest anthropoids: The marmoset/callimico radiation**. Springer Press, New York, pp 119–133
- Yamamoto, M. E. ; Araújo, A. ; Sousa, M. B. C. & Arruda, M. F. 2010 . Social organization in *Callithrix jacchus*: cooperation and competition. In: Regina Macedo. (Ed.). **Advances in the Study of behavior** (42), p. 255-269.

Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Zahed, S.R., Parlow, A.F. & Wegner, F.H., 2009.

Prolactin's mediative role in male parenting in parentally experienced marmosets

(*Callithrix jacchus*). **Hormones and Behavior** 56: 436–443.